

UNIVERSITE DU QUEBEC

THESE

PRESENTEE A

L'UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAITRISE ES SCIENCES (ENVIRONNEMENT)

PAR

ROGER SAVIGNAC

B. Sp. EN SCIENCES (BIOLOGIE)

Dynamique des populations larvaires de trois espèces de Culicidae
(Diptera) dans quelques milieux humides de la Basse-Mauricie (Québec).

JANVIER 1980

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RESUME

Aedes abserratus, A. communis et A. punctor sont trois espèces de moustiques à développement larvaire printanier. En Basse-Mauricie, A. abserratus domine dans les niveaux écologiques de la cariçaie à Carex strictior, A. communis dans ceux de l'érablière à Acer rubrum et A. punctor dans ceux de la cédrière tourbeuse à Thuja occidentalis. Plusieurs populations de chacune de ces espèces ont été suivies sur le terrain, de l'éclosion à la nymphose, stade après stade, quantitativement. La température fut simultanément mesurée par la technique de l'inversion du saccharose et les résultats exprimés en nombre de degrés-jours au-dessus de 0°C. Une analyse probit des données, portant sur deux années de mesures, a permis d'estimer le nombre de degrés-jours nécessaires pour que les populations de chacune de ces espèces passent d'un stade à un autre.

Les constantes thermiques mesurées caractérisent à la fois l'espèce et le niveau écologique qu'elle occupe, et expriment ainsi les limites du modèle de la sommation thermique. Mais pour une population larvaire donnée d'un niveau donné, ce modèle permet d'estimer à n'importe quel moment par un simple échantillon le nombre de degrés-jours déjà accumulé et celui nécessaire à l'accomplissement du reste de sa phase aquatique.

La mortalité durant la phase larvaire ne semble pas très élevée chez les populations d'A. communis; par contre chez celles d'A. abserratus et d'A. punctor, elle est de l'ordre de 90%. La prédation et la maladie au sens général expliquent difficilement les taux élevés de mortalité notamment chez les jeunes stades, certains facteurs tels que le thigmotactisme négatif ainsi que la compétition pour l'espace pourraient jouer un rôle important comme régulateur de ces populations.

La productivité nette des communautés larvaires de chacune des mares se mesure par la biomasse que représentent les adultes lors de l'émergence. En poids sec, la productivité moyenne de chacun des niveaux écologiques représentés respectivement par A. abserratus, A. communis et A. punctor se traduit par une biomasse de 0,4 , 2,6 et 0,9 kg/ha. Toutefois des variations importantes peuvent être observées au sein d'un même niveau selon les mares et selon les années, mais chaque type de milieu semble avoir une productivité moyenne en Culicidés qui le caractérise.

La seconde incommodité que
 ie trouue icy sont des Maringoins,
 autrement appelez Cousins, qui
 sont en grande abondance dans
 les forests, pendant trois mois de
 l'Esté: il s'en trouue peu dans les
 campagnes, à raison qu'ils ne peu-
 uent resister au vent; car le moin-
 dre petit vent les emporte: mais
 dans les bois, où ils sont à l'abry,
 ils y sont estrangemēt importuns;
 & sur tout le soir & le matin, &
 picquent plus viuement quand ils
 sentent de la pluye, qu'en vn autre
 temps.

Boucher

PIERRE BOUCHER
 Gouverneur des Trois-Rivières, 1664

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à exprimer ma gratitude au Dr. Antoine Aubin, directeur de ce projet et du Groupe de Recherche sur les Insectes Piqueurs, pour les critiques pertinentes qu'il a apportées à l'analyse des résultats. Je le remercie pour sa disponibilité.

Je tiens à souligner l'aide importante que m'a apportée le Dr Alain Maire pour la correction de ce texte. Je l'en remercie.

Mes remerciements vont aussi à tous les membres du Groupe de Recherche sur les Insectes Piqueurs qui ont participé de près ou de loin à ce projet. Merci à Denise Auger, Christian Back, Lise Baribeau, Jean-Pierre Beaudoin, Jacinthe Bourgeois, Jean-Pierre Bourassa, Lucie Ducharmes, Nicole Fortin, Daniel Goyette, Luc Lafrenière, Richard Laparé, André Leblanc, Luce Picard, et Claude Tessier.

Je remercie également les responsables de laboratoire de biologie, Mme Françoise Caron et M. Pierre Sasseville, et ceux du laboratoire de chimie, MM. Louis Lamontagne et Raymond Thibodeau, pour leur collaboration.

J'aimerais également remercier M. J. Sochansky pour m'avoir facilité l'accès à l'ordinateur.

Je remercie aussi Céline Guilbert pour la dactylographie de ce texte.

Affectueusement, je remercie Johane R. Savignac pour son dévouement et son soutien moral.

Ce projet a été réalisé grâce aux bourses du Conseil National de Recherches du Canada et de la Direction Générale de l'Enseignement Supérieur du Québec.

TABLES DES MATIERES

EXERGUE	i
REMERCIEMENTS	ii
TABLES DES MATIERES	iv
INTRODUCTION	1
Premier chapitre : BIOLOGIE GENERALE	2
Deuxième chapitre : MATERIEL ET METHODES	6
2.1 Paramètres physico-chimiques	6
2.1.1 L'oxygène dissous et le pH	6
2.1.2 La température	8
2.1.3 Le volume des mares	9
2.2 Paramètres biologiques	11
2.2.1 L'échantillonnage	11
2.2.2 La taxinomie	15
2.2.3 La détermination des poids secs	17
2.3 Choix des stations	17
2.3.1 Stations du niveau à <u>Carex strictior</u> et <u>Calamagrostis canadensis</u>	17
2.3.2 Stations des niveaux de l'érablière rouge à <u>Acer rubrum</u>	20
2.3.3 Stations du niveau de la cédrière tourbeuse à <u>Thuja occidentalis</u>	22
Troisième chapitre: DONNEES DE TEMPERATURE	26

Quatrième chapitre: DEVELOPPEMENT LARVAIRE	34
4.1 Les modèles mathématiques	35
4.2 L'analyse des données expérimentales	37
Cinquième chapitre: MORTALITE LARVAIRE ET PRODUCTIVITE NETTE ANNUELLE	54
5.1 Généralités	55
5.1.1 La mortalité durant la phase aquatique	55
5.1.2 La productivité nette	56
5.2 Méthode d'analyse des résultats	57
5.3 Analyse des résultats	63
5.3.1 Niveaux de l'érablière rouge	63
5.3.2 Niveau de la cédrière	67
5.3.3 Niveau de la cariçaie	67
5.4 Production et productivité nette annuelle	69
CONCLUSION.....	78
BIBLIOGRAPHIE	81
ANNEXE I: DONNEES DE BASE	89

INTRODUCTION

L'homme intervient de façon de plus en plus marquée sur l'environnement. Il devient alors impératif d'établir des modèles, c'est-à-dire des outils permettant d'évaluer les modifications apportées aux écosystèmes. Ces efforts de synthèse exigent cependant une connaissance approfondie de chacun des niveaux des systèmes étudiés.

C'est dans cette optique que nous avons entrepris une étude sur la dynamique des populations larvaires de trois espèces de Culicidae: Aedes abseratus (Felt et Young), A. communis (DeGeer) et A. punctor (Kirby). Cette étude s'intégrait dans le cadre des travaux du Groupe de Recherche sur les Insectes Piqueurs de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

Le projet a d'abord consisté à établir un modèle du taux de développement des larves en relation avec la température de leurs gîtes en conditions naturelles, puis à évaluer les effectifs de leurs populations. Ces données ont fourni les éléments de base pour mesurer le taux de mortalité de ces organismes durant leur écophase aquatique et leur productivité nette lors de l'émergence.

Premier chapitre

BIOLOGIE GENERALE

Les moustiques appartiennent à l'ordre des Diptères, qui comprend aux dernières estimations environ 200,000 espèces à travers le monde. Cet ordre se divise en trois sous-ordres: les Nématocères, les Brachycères et les Cyclorrhaphes. Les moustiques qui sont inclus dans le premier forment la famille des Culicidae (McAlpine 1979). Les Culicidae largement répandus à travers le monde entier, contiennent environ 3,000 espèces (Knight et Stone 1978, 2e édition). Au Canada, on en a recensé jusqu'à présent 74 espèces (Wood et al. 1979) dont 52 sont présentes au Québec. Les trois espèces retenues pour la présente étude appartiennent au genre Aedes, qui comprend 33 espèces au Québec, et sont incluses dans la sous-famille des Culicinae.

Les trois espèces étudiées, A. abserratus, A. communis et A. punctor n'ont qu'une génération par an. Tôt au printemps, la mise en eau générale des biotopes due à la fonte rapide de la neige, provoque l'éclosion des oeufs. Les larves traversent rapidement quatre stades, donnant une nymphe également aquatique. Enfin, l'émergence des adultes se produit entre la mi-mai et le début de juin. Au cours de la période estivale, les femelles accomplissent un ou plusieurs cycles gonotrophiques et pondent leurs oeufs dans les biotopes pré-imaginaux. Les oeufs embryonnés entrent en diapause pour n'éclore qu'au printemps suivant (Figure 1).

Les moustiques sont des organismes qui présentent une remarquable plasticité aux conditions physico-chimiques des mares. On admet aussi que, d'une façon générale, la composition en espèces des gîtes reflète le choix d'oviposition des femelles plutôt qu'une capacité de survie des larves (Rioux 1958; Cléments 1963; Happold 1965). Ainsi ce serait le tropisme imaginal des femelles qui conditionnerait le type d'habitat des larves.

Le pic d'émergence des mâles précède en moyenne d'un ou deux jours celui des femelles (Haufe et Burgess 1956). La copulation a lieu dans les premiers jours qui suivent l'émergence. Par la suite, les femelles se mettent en quête d'un premier repas de sang alors que la majorité des mâles dépérissent.

A. abserratus est un piqueur peu persistant pour l'homme, alors qu'A. communis et A. punctor, espèces holarctiques, sont très vulnérants (Maire et Aubin 1980). Au cours de leur phase terrestre, les femelles accomplissent de un à quatre cycles gonotrophiques (Detinova 1968; Dix 1973; Magnarelli 1977). Par exemple, A. punctor pond en moyenne 114 oeufs par

Cycle vital univoltin

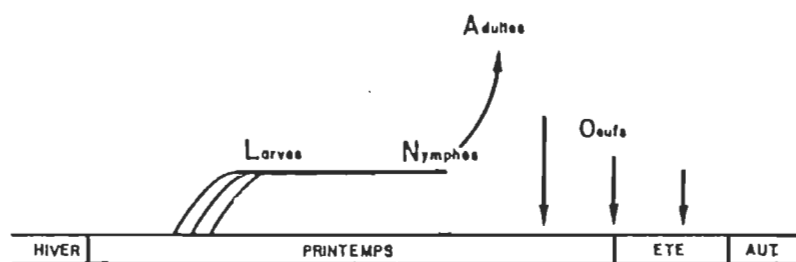


Figure 1 : Cycle vital des espèces univoltines de moustiques de la région de Trois-Rivières

cycle, si ce dernier est accompagné d'un ou plusieurs repas de sang (Service 1968). Toutefois, ces espèces possèdent un certain degré d'autogénie (notamment A. communis, Nikolaeva 1975) qui leur donne la possibilité de faire parvenir à maturité un petit nombre d'oeufs en utilisant leur réserve protéinique (Corbet 1964).

Les oeufs de ces espèces entrent immédiatement en diapause et n'éclosent qu'à la saison suivante.

Deuxième chapitre

MATERIEL ET METHODES

2.1 Paramètres physico-chimiques

2.1.1 L'Oxygène dissous et le pH

Les échantillons d'eau nécessaires à la mesure de ces deux paramètres ont été prélevés à deux centimètres de la surface à l'aide du système schématisé à la figure 2. En abaissant la pression à l'intérieur de la bouteille, l'eau pénètre et glisse le long de la paroi limitant au minimum le brassage de l'eau; ce système s'avère particulièrement nécessaire lorsque la profondeur des mares n'est que de quelques centimètres.

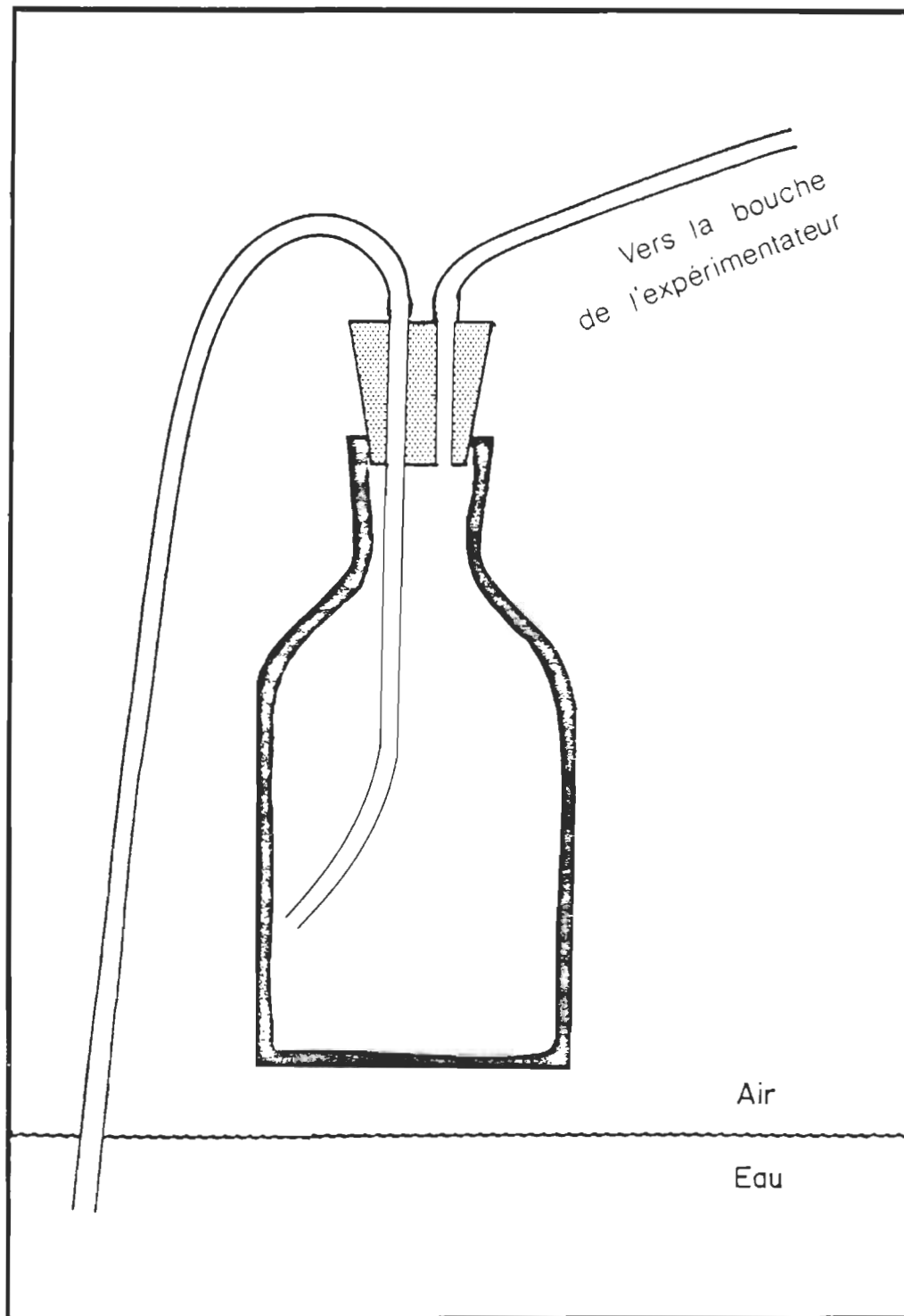


Figure 2 : Schéma du système utilisé pour la prise des échantillons d'eau.

La mesure de l'oxygène dissous a été effectuée par la méthode iodométrique modifiée à l'azide (A.P.H.A., 1976). Le pH a été mesuré à l'aide d'un pHmètre Fisher Accumet d'une précision de .1 unité.

2.1.2 La température

Nous avons mesuré la température de chaque mare à l'aide d'un enregistreur chimique. Cette méthode mise au point par Berthet (1960) permet d'obtenir la température moyenne d'un milieu en mesurant la vitesse de l'inversion optique d'une solution de saccharose. En effet, l'inversion d'une telle solution maintenue à un pH constant est proportionnelle à la température.

A température constante, la précision de la méthode s'écarte rarement de $.3^{\circ}\text{C}$ (Berthet 1960), mais la proportionnalité entre l'inversion et la température est de type logarithmique. Aussi, la valeur calculée d'une solution subissant des variations de température sera une sorte de moyenne logarithmique des différentes températures, les plus élevées étant affectées d'une pondération plus importante que les basses. Par exemple, une solution maintenue 5 jours à 10°C et 5 jours à 20°C aura une inversion correspondant à 16.77°C (Berthet 1960).

Au niveau écologique, cette méthode reflète mieux la plupart des réactions biologiques, car le coefficient de température de l'inversion du saccharose permet sans doute de mesurer une température moyenne écologique plus significative que la température moyenne "arithmétique" (Berthet 1960).

Toutefois, cette méthode présente un inconvénient. En effet, l'inversion de la solution débute dès sa préparation. Il est donc nécessaire de la congeler à -15°C ou moins jusqu'à son utilisation afin d'en réduire l'inversion. L'utilisation de témoins permet néanmoins d'annuler l'erreur liée à l'inversion partielle qui a lieu entre sa préparation et le début de son utilisation, et de la fin de son utilisation jusqu'au moment de la lecture au polarimètre.

Nous avons utilisé une solution tamponnée à un pH de 1.21 permettant une inversion suffisante sur une période d'une semaine, lorsque les variations de température oscillent entre 0° et 25°C . Les lectures d'inversion ont été effectuées à l'aide d'un polarimètre modèle # 90 fabriqué par Rudold et Sons Inc. USA.

Dans quelques mares, nous avons aussi placé des thermomètres minima-maxima de marque Taylor # 5458 d'une précision de l'ordre du degré Celcius.

2.1.3 Volume des mares

Le volume des mares a été estimé en réalisant des cartes bathymétriques (Figure 3). La hauteur d'eau maximale correspond à la mise en eau printanière et les baisses successives de la nappe phréatique ont permis de déterminer les différentes isobathes.

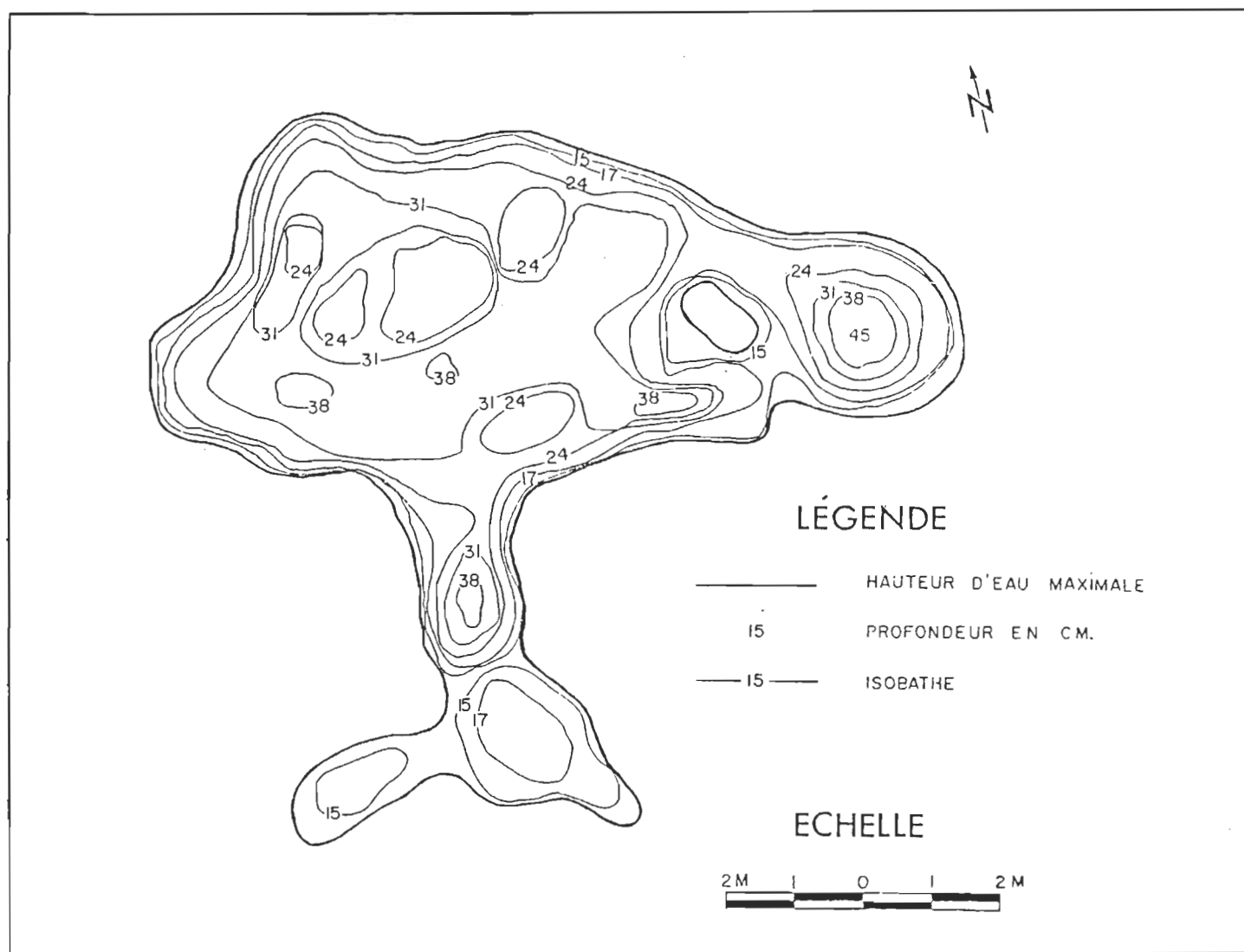


Figure 3 : Carte bathymétrique de la mare C (1978).

2.2 Paramètres biologiques

2.2.1 Echantillonnage

La profondeur d'eau très variable dans les différents gîtes a exigé l'utilisation de deux méthodes d'échantillonnage: la louche et le filet.

La louche utilisée était un récipient gradué d'un litre fixé à un manche d'un mètre. Cette technique souvent considérée comme relative peut cependant être utilisée pour l'estimation de populations. Le principe est simple: à partir du volume de la louche (v), du volume de la mare (V) et de la moyenne des larves capturées par coup de louche (n), on obtient une évaluation de la population P par $P = n.V/v$. Cependant deux conditions doivent être remplies. (1) Les échantillons doivent être pris au hasard; (2) les larves doivent être distribuées au hasard dans leur habitat. La première n'est qu'une question d'expérimentation. Par contre, la seconde n'est que rarement réalisée. Cette difficulté peut être en partie résolue en dispersant les agglomérations avant d'échantillonner (Dixon et Brust 1972). De plus, nous avons tenu compte des recommandations de Croset et al. (1976), qui suggèrent pour échantillonner de se placer face au soleil, de ne pas bouger quelques minutes afin que les larves retrouvent leur activité normale et d'enfoncer rapidement la louche dans l'eau.

De plus, à cause du faible volume d'eau échantillonné à chaque coup de louche, il est nécessaire de donner entre 10 et 20 coups de louche pour les mares dont la surface excède 5 m^2 (Dixon et Brust 1972). La louche a aussi tendance à échantillonner la surface et devient inefficace à des profondeurs

excédant 15 centimètres (Downing 1977). Malgré toutes ces recommandations, il semble que l'efficacité reste valable selon les stades et les espèces (Chubachi 1976).

Le filet utilisé était constitué d'un manche d'un mètre de long fixé à un cadre couvrant une surface de ,05 mètre carré. Le filet avait une maille de 153 microns donnant 45% d'ouverture. Son principe d'utilisation est le même que celui de la louche. Ainsi, à partir du volume filtré par le filet (v), du volume de la mare (V) et du nombre de larves capturées (n), on estime la population (P) par $P = n.V/v$. Comme dans le cas de la louche, il convient aussi de disperser les agglomérations larvaires. Cependant la prospection au filet engendre des turbulences qui sont vivement perçues par les larves. Elles réagissent en se laissant couler au fond des mares. En conséquence, les échantillons subséquents doivent être pris à quelques distances, sinon le nombre de larves capturées sera considérablement réduit.

En comparant les résultats d'échantillonnage réalisé dans les mêmes milieux, nous avons noté que le nombre de larves capturées au filet était en moyenne trois fois plus petit que celui réalisé à la louche (tableau I). Ceci est attribuable aux réactions de fuite des larves devant le filet et à une surestimation du volume filtré. Nous avons quantifié ce dernier phénomène en plaçant le filet dans trois courants différents. La vitesse mesurée à l'entrée de ce dernier était en moyenne réduite par un facteur de 2 (tableau II). Ce facteur associé aux réactions de fuite des larves devant le filet expliquent les différences observées entre les deux méthodes d'échantillonnage. En conséquence, les résultats provenant d'échantillons réalisés au filet ont été multipliés par trois.

TABLEAU I : Comparaison entre les résultats provenant d'échantillons réalisés à la louche et au filet dans les mêmes milieux.

Mare	Date	Technique d'échantillonnage	Volume filtré en litres	Nombre de larves capturées	Densité (larves / m ³)	Rapport Louche / filet
A	19-4-77	louche filet	15 192	88 69	5 867 359	16,34*
B	21-4-77	louche filet	12,5 96	11 20	880 208	4,23
B	21-4-77	louche filet	10 54	36 64	3 600 1 185	3,04
D	22-4-77	louche filet	8,5 48	287 401	33 764 8 354	4,04
E	28-4-77	louche filet	11 96	43 207	3 909 2 156	1,81
E	10-5-77	louche filet	7 96	37 117	5 285 1 218	4,34
F	05-5-77	louche filet	10 144	9 44	900 305	2,94
G	22-4-77	louche filet	10 48	42 66	4 200 1 375	3,27
Moyenne du rapport louche / filet \pm la déviation standard : 3,16 \pm 1,03						

* Ce résultat n'a pas été considéré dans le calcul de la moyenne

TABLEAU II: Rapport entre la vitesse de l'eau mesurée dans trois courants et celle mesurée à l'entrée du filet.

	Vitesse en centimètres		
	I	II	III
Sans filet (A)	23,25	21,20	156,40
Avec filet (B)	11,62	8,38	87,47
Rapport A/B	2,00	2,52	1,79
Moyenne du rapport A/B \pm D.S.		2,09 \pm 0,36	

2.2.2 Taxinomie

La taxinomie de ces insectes est relativement facile, à l'exception des larves de premier stade. Leur taille dépasse rarement deux millimètres et le diamètre de leurs soies reste à la limite de la résolution des loupes binoculaires. L'opacité de ces organismes réduit considérablement l'utilisation du microscope. Nous avons donc procédé à l'identification sous bino-culaire à l'aide d'un montage spécial (Figure 4). Les spécimens sont placés sur une lame où l'on a préalablement étendu une goutte d'eau. Un faisceau puissant de lumière produit par une lampe quartz-iode d'automobile est dirigé presque parallèlement à la lame. Un ballon d'eau permet de condenser la lumière et d'absorber les infra-rouges. En tournant la lame sur elle-même, certains poils jusqu'alors invisibles, deviennent brillants. Dès lors, il est possible de localiser leur point d'insertion, information nécessaire à l'identification des spécimens.

La séparation des stades larvaires a été réalisée grâce aux documents de Smith (1969), MacKenzie (1972) et Harrison et Rattanaarithikul (1973). L'identification des premiers stades a été réalisée à l'aide des clés de Price (1960) et de Dodge (1966), celle des deuxièmes et troisièmes, de Smith (1969) et de Price (1963) et celle des quatrièmes de Wood et al. (1979). Quant aux nymphes, les identifications n'ont été que partiellement réalisées, les clés déjà existantes (Darsie 1951, 1957; Barr 1963) étant difficilement utilisables. Mais la vitesse de développement des populations larvaires étant différentes, ces dernières ne nymphosent pas en même temps, il a donc été malgré tout possible de les séparer par groupes.

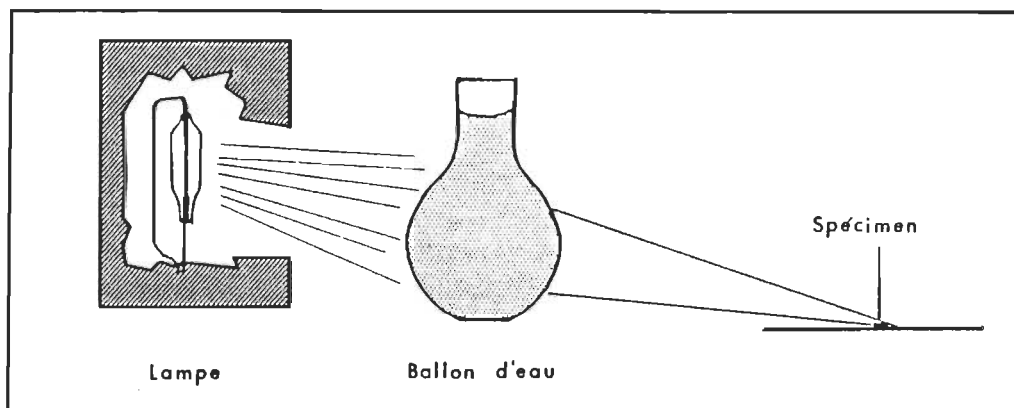


Figure 4 : Schéma du système utilisé pour éclairer les larves.

2.2.3 Détermination des poids secs

Les spécimens récoltés à cet effet ont été identifiés sur de la glace, puis placés dans des tubes préalablement pesés. Le séchage a été fait avec un lyophilisateur de marque Lab-Con-Co (Freeze Dry 12) qui produit un vide de 25 microtarses. Pour obtenir une mesure juste des poids secs, les spécimens ont été maintenus à une atmosphère de 0⁰ d'humidité relative jusqu'à ce que leur poids se stabilise. Une balance Mettler H20 précise à ,01 mg a servi pour toutes les pesées. Chaque échantillon contenait au moins 20 spécimens.

2.3 Choix des stations

Le choix des stations d'étude repose sur les travaux de Maire et al (1976) et de Maire (1977) qui caractérisent les gîtes à moustiques en fonction de la végétation. En effet la végétation, intégrateur des conditions du milieu, permet d'établir des corrélations entre les espèces culicidiennes et les différents groupements végétaux qui présentent des conditions homogènes traduites par une composition floristique homogène. Ils sont nommés niveaux écologiques (Pautou et al 1973).

2.3.1 Stations du niveau à Carex strictior et Calamagrostis canadensis

Aedes abserratus a été étudié dans les niveaux à Carex strictior et Calamagrostis canadensis, décrits par Maire et al (1976) et Maire (1977). Nous avons étudié deux mares en 1977, les mares A et B, situées dans la tourbière des Grandes Prairies (Sainte-Marthe), Québec.

Les tourbières de la Basse-Mauricie présentent parfois un certain pendage favorisant l'écoulement des eaux. Au printemps, la fonte des neiges donne lieu à la formation de chenaux, qui rapidement s'amenuisent en laissant des mares isolées. Au début de la saison végétative, le niveau d'eau atteint jusqu'à 50 cm, puis baisse graduellement. Les mares se subdivisent alors en centaine de marelles plus ou moins isolées les unes des autres par les îlots de Carex strictior.

Le substrat constitué de tourbe dystrophe et de matière organique en flocculat, donne à l'eau une couleur brune et un pH acide d'environ 4,5. Le pourcentage de l'oxygène dissous ne dépasse pas 50% de saturation. Au mois d'avril, l'amplitude des variations de température entre le jour et la nuit atteint jusqu'à 20°C. La litière de teinte foncée permet une élévation importante de température lors des périodes d'ensoleillement, alors que les nuits froides d'avril abaissent la température à près de 0°C. (tableau III).

La comparaison des communautés étudiées était la suivante:

<u>Aedes abserratus</u> (Felt et Young)	-	75%
<u>A. canadensis</u> (Theobald)	-	14%
<u>A. decticus</u> Howard, Dyar et Knab	-	10%
<u>A. cinereus</u> Meigen	-	1%
<u>A. punctor</u> (Kirby)	-	
<u>Culiseta morsitans</u> (Theobald)	-	
<u>C. melanura</u> (Coquillett)	-	

TABLEAU III: Conditions physico-chimiques de la mare A (1977)
du niveau de la cariçaie à Carex strictior et Calamagrostis canadensis.

Date	Température min-max (°C)	température Moyenne (°C)	O ₂ dissous en % de saturation	pH	Surface de la mare (m ²)	Volume de la mare (m ³)
15-4-77	0 - 12	8,55	39	4,3	800	80
19-4-77	3 - 18		28	4,1	770	65
21-4-77	5 - 23		4	5,1	770	65
26-4-77	1 - 20	9,43	21	---	650	55
29-4-77	2 - 21	12,00	15	4,3	340	30
03-5-77	3 - 26		3	3,8	300	25
06-5-77	5 - 24	12,48	1	4,8	310	27
12-5-77	6 - 24		1	4,9	275	22
16-5-77	8 - 30	12,36	1	5,3	250	19
19-5-77	11 - 31	18,58	-	4,8	200	10
23-5-77	14 - 31		0	4,4	130	5
26-5-77	6 - 30	20,00	0	5,0	25	1,2
30-5-77			2	5,1	55	3
02-6-77			-	---	1	-

2.3.2 Stations des niveaux de l'érablière rouge à Acer rubrum

A. communis a été étudiée dans les niveaux de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes et dans ceux de l'érablière rouge à frêne et à orme décrits par Maire et al. (1976). Les stations étaient situées sur un placage de till de Gentilly dans la région de Trois-Rivières-Ouest.

Les stations étudiées sont les suivantes:

	Erablière rouge à sapin et à sphaignes	Erablière rouge à frêne et à orme
Mare C (1977 et 1978)	x	
Mare D (1977)	x	
Mare E (1977 et 1978)	x	
Mare F (1977)		x

Dans la région trifluvienne, ces associations végétales sont développées sur des placages morainiques où le substrat, constitué d'une mince couche d'argile reposant sur une couche de sables colmatés, maintient la nappe phréatique en surface. Le drainage y est moyen et parfois réduit par l'action humaine. En effet, un mauvais entretien des réseaux hydrographiques a accentué la stagnation des eaux lors de la fonte des neiges. Les eaux s'accumulent dans les dépressions inondant parfois la forêt sur des superficies excédant mille mètres carrés.

Au début de la saison végétative, l'eau est très claire, mais prend ensuite la couleur caractéristique du tanin des feuilles accumulées au fond des

mares. Le couvert végétal important réduit sensiblement l'insolation, et la température moyenne ne s'élève que graduellement (Tableau IV). Le pourcentage élevé de l'oxygène dissous décroît à cause de l'activité des microorganismes et devient nul lorsque ceux-ci forment un mince film à la surface des gîtes.

La composition des communautés de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes était la suivante:

<u>Aedes communis</u> (De Geer)	-	90 %
<u>A. dianiaus</u> Howard, Dyar et Knab	-	6,5 %
<u>A. canadensis</u> (Theobald)	-	3 %
<u>A. excrucians</u> (Walker)	-	0,5 %
<u>A. cinereus</u> Meigen	-	
<u>A. punctor</u> (Kirby)	-	
<u>A. intrudens</u> Dyar	-	
<u>Culiseta morsitans</u> (Theobald)	-	

La composition de la communauté de l'érablière rouge à frêne et à orme était la suivante:

<u>Aedes communis</u> (De Geer)	-	72 %
<u>A. canadensis</u> (Theobald)	-	17 %
<u>A. cinereus</u> Meigen	-	5 %
<u>A. dianiaus</u> Howard, Dyar et Knab	-	5 %
<u>A. excrucians</u> (Walker)	-	1 %
<u>A. punctor</u> (Kirby)	-	

TABLEAU IV: Conditions physico-chimiques de la mare C (1978)
du niveau de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes.

Date	Température min-max (°C)	Température moyenne (°C)	O ₂ dissous en % de saturation	pH	Surface de la mare (m ²)	Volume de la mare (m ³)
31-3-77	0 - 0	0	56	4,3	--	--
15-4-77	0 - 5	2,1	60	3,6	--	--
20-4-77	2 - 7	6,2	28	4,0	275	40
25-4-77	3 - 14		20	4,3	250	34
28-4-77	3 - 12	8,4	31	4,3	220	28
02-5-77	4 - 16		53	4,2	210	27
05-5-77	3 - 15	13,1	32	4,5	220	28
10-5-77	4 - 17		31	4,4	210	27
13-5-77	6 - 15	13,3	30	4,3	190	25
17-5-77	8 - 19		31	4,3	180	21
20-5-77	9 - 22	19,6	25	4,1	150	15
24-5-77	7 - 21		0	4,3	130	7
27-5-77	5 - 15	16,0	3	4,3	60	1
31-5-77			2	4,3	12	,4

2.2.3 Stations du niveau de la cédrière tourbeuse à Thyja occidentalis

A. punctor a été étudié dans le niveau écologique de la cédrière tourbeuse décrit par Maire (1977). Les mares étaient situées sur un placage de till de Gentilly, à Trois-Rivières-Ouest. Nous avons suivi la mare G en 1977 et en 1978 et la mare H en 1977. Ce niveau forme un écotone entre l'érablière rouge à sapin et la tourbière proprement dite. Il garde ainsi certains traits des deux milieux. C'est une forêt à strate arbustive dense parsemée de nombreuses dépressions à sphaignes. Le substrat argileux (gleysol) est recouvert d'une couche superficielle de tourbe mésotrophe.

Ce groupement végétal occupe d'anciens réseaux colmatés du bassin de drainage des cours d'eau actuels. Au printemps, les surplus d'eau provenant de la fonte des neiges les transforment en ruisseaux temporaires. À la baisse du niveau d'eau, on assiste à la formation de mares en étage, isolées les unes des autres par des barrages de sphaignes. La hauteur d'eau varie de quelques 40 cm au printemps à l'assèchement complet lors des périodes sèches de l'été.

Malgré l'épaisse couche de feuilles mêlée à la sphaigne en décomposition qui recouvre le fond des mares, l'eau y est claire et le pourcentage de l'oxygène dissous baisse rarement à zéro à cause du léger écoulement de l'eau qui persiste jusqu'à l'assèchement des mares (Tableau V). La strate arborescente réduit l'insolation et du même coup ralentit l'échauffement rapide des eaux.

TABLEAU V: Conditions physico-chimiques de la mare G (1977)
du niveau de la cédrière tourbeuse à Thuja occidentalis.

Date	Température min-max (°C)	température moyenne (°C)	O ₂ dissous en % de saturation	pH	Surface de la mare (m ²)	Volume de la mare (m ³)
13-4-77	0 - 5	3,81	52	4,6	20	3 3 3
18-4-77	1 - 6		89	4,8	20	3
22-4-77	5 - 11		65	5,1	18	2
26-4-77	2 - 13		58	---	15	,80
29-4-77	2 - 9	6,64	70	5,0	12	,55
03-5-77	4 - 17	7,64	54	4,6	12	,55
06-5-77	4 - 17		24	5,7	13	,60
10-5-77	5 - 17	7,64	23	5,5	10	,45
13-5-77	7 - 19		22	5,6	9	,40
17-5-77	10 - 19	10,45	2	5,8	8	,30
20-5-77	11 - 24		55	---	6	,25
24-5-77	10 - 23	15,43	2	5,0	5	,20
27-5-77	8 - 21		2	5,2	3	,10
31-5-77	9 - 22	14,06	2	5,5	4	,15
03-6-77			1	5,3	3	,10

La composition des communautés étudiées était la suivante:

<u>Aedes punctor</u> (Kirby)	-	80 %
<u>A. abserratus</u> (Felt et Young)	-	14 %
<u>A. canadensis</u> (Theobald)	-	4 %
<u>A. diantaeus</u> Howard, Dyar et Knab	-	2 %
<u>A. excrucians</u> (Walker)	-	
<u>A. cinereus</u> Meigen	-	
<u>Culiseta morsitans</u> (Theobald)	-	

Troisième chapitre

DONNEES DE TEMPERATURES

Les conditions météorologiques conditionnent la température de l'eau des mares. Parmi les facteurs jouant un rôle prépondérant, retenons la température de l'air, les périodes d'insolation, la vitesse du vent et les précipitations. Dans l'hémi-arctique canadien, Haufe et Burgess (1956) ont mis en corrélation la température des mares prise à deux centimètres sous la surface et celle de l'air en provenance de stations météorologiques classiques. Les corrélations les plus élevées sont obtenues en tenant compte des périodes d'ensoleillement et de la vitesse du vent. Ils notent cependant que les corrélations ont un coefficient plus faible lorsque les mares sont situées en milieu fermé, c'est-à-dire forestier.

Dans quelques mares, nous avons relevé la température à l'aide de thermomètres minima-maxima, en plus des mesures réalisées par la méthode de l'inversion du saccharose. En comparant ces deux méthodes, nous avons constaté que

les extrêmes de température ne donnent pas de façon précise les conditions de température qui règnent dans un milieu donné. Calculer une moyenne à partir de ces valeurs revient à les considérer comme les sommets d'une fonction sinus parfaite. La réalité est souvent très différente. Nous avons comparé le nombre accumulé de degrés-jours dans les mares, obtenu à partir des mesures de températures minimales et maximales et celui obtenu par la méthode de l'inversion du saccharose. Les résultats sont indiqués au Tableau VI. Les corrélations élevées entre les deux variables suggèrent que l'accumulation des degrés-jours mesurée par les deux méthodes suivent le même profil. Or toutes les pentes sont significativement différentes de 1. Dans les mares A (1977) et G (1977), les pentes inférieures à 1 montrent qu'estimer la température moyenne par les minima et les maxima n'est pas précis. Car même si la méthode de Berthet surestime la température moyenne, celle estimée par les extrêmes de températures est encore plus élevée.

Aux mares C (1978) et E (1977), la pente significativement supérieure à 1 indique, compte tenu de la surestimation de la méthode de Berthet que les minima et les maxima fournissent une estimation assez juste du nombre de degrés-jours accumulé dans ces mares.

Des coefficients de corrélation très élevés permettraient d'utiliser la pente comme multiplicateur pour transformer les degrés-jours calculés par les minima et les maxima et les ajuster à ceux obtenus par la méthode de Berthet.

Dans un second temps, nous avons comparé l'accumulation des degrés-jours dans les mares avec celle dans l'air en prenant une base de 0°C. Le calcul des degrés-jours a été réalisé selon la méthode de Williams et MacKay (1970) permettant d'évaluer le nombre de degrés-jours accumulé au cours des journées où

TABLEAU VI : Paramètres caractérisant la droite de régression ($Y = B(0) + B(1) X$) entre le nombre de degrés-jours accumulés dans quelques mares mesuré à l'aide des données de températures provenant des thermomètres minima-maxima (X) et celui mesuré à l'aide de la méthode de l'inversion du saccharose (Y).

Mare	B (o)	B (1) (pente)	Coefficient de régression	Pente significativement différente de 1
Mare A (1977)	16,04	0,832	,9990	oui
Mare C (1978)	11,02	1,172	,9983	oui
Mare E (1977)	-26,40	1,283	,9965	oui
mare G (1977)	15,02	0,836	,9988	oui

la moyenne est inférieure à la base, mais où le maximum la dépasse.

Règle générale, l'accumulation des degrés-jours dans l'air explique celle de l'eau de chacune des mares avec des coefficients de corrélation très élevés (Tableau VII). Cependant à l'intérieur d'un même niveau, des différences existent tant d'une mare à une autre que d'une année à une autre (Figures 5 a, b, c) . Les premières s'expliquent par les différences physiques entre les mares: profondeur d'eau, exposition au vent, couvert végétal, etc.. Les secondes proviennent des conditions météorologiques variables d'année en année : périodes d'ensoleillement, vitesse du vent, précipitations, etc..

Pour les trois niveaux étudiés, l'accumulation des degrés-jours dans l'air et celle dans les mares restent intimement liées et le modèle de la régression linéaire indique que 87 à 99% de la variation observée dans le régime thermique des mares peut être expliquée uniquement par la variation de la température de l'air . Il est donc possible, indirectement, d'estimer le nombre de degrés-jours accumulés dans les mares à partir des données de température de l'air.

Une difficulté subsiste, c'est de déterminer la date à partir de laquelle on doit commencer à faire la sommation des degrés-jours de l'air. En d'autres termes, la question primordiale consiste à préciser la date de mise en eau des mares. Haufe et Burgess (1956) mentionnent qu'à Fort Churchill, Manitoba, elle est visible d'avion. Brummer-Korvenkontio et al. (1971) ont contourné le problème en fixant une date à partir de laquelle commence la sommation. Ils ont choisi l'arrivée du printemps thermique, c'est-à-dire le passage de la température moyenne trentenaire au-dessus de 0°C (Kolkki 1966). A Trois-Rivières, ce phénomène a lieu vers le premier avril (Figure 6).

TABLEAU VII : Paramètres caractérisant les droites de régression
 ($Y = B(0) + B(1) X$) entre le nombre de degrés-jours accumulés dans l'air,
 et calculés à partir des données de température de la station météorologique de
 Trois-Rivières (X) et celui mesuré dans les mares à l'aide de la méthode
 du saccharose (Y).

Mare A (1977)	-8,31	1,124	,9969	oui
Mare B (1977)	-4,67	1,006	,9962	non
Ensemble des mares	-8,71	1,080	,9932	oui
Mare C (1978)	-15,94	1,108	,9985	oui
Mare D (1977)	-46,30	0,837	,9882	oui
Mare E (1977)	-53,33	0,877	,9877	oui
Mare E (1978)	-34,80	0,934	,9823	oui
Ensemble des mares	-26,16	0,834	,9617	oui
Mare G (1977)	-21,28	0,722	,9979	oui
Mare G (1978)	8,48	1,141	,9978	oui
Mare H (1977)	-58,29	0,745	,9865	oui
Ensemble des mares	-3,59	0,724	,8748	oui

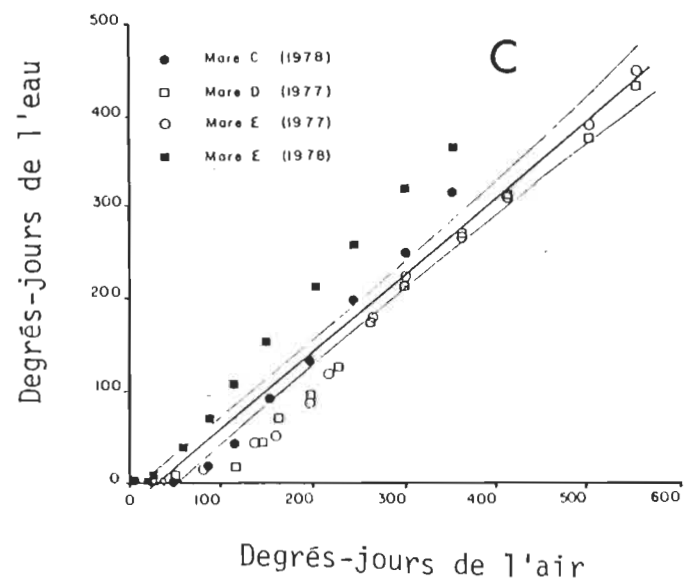
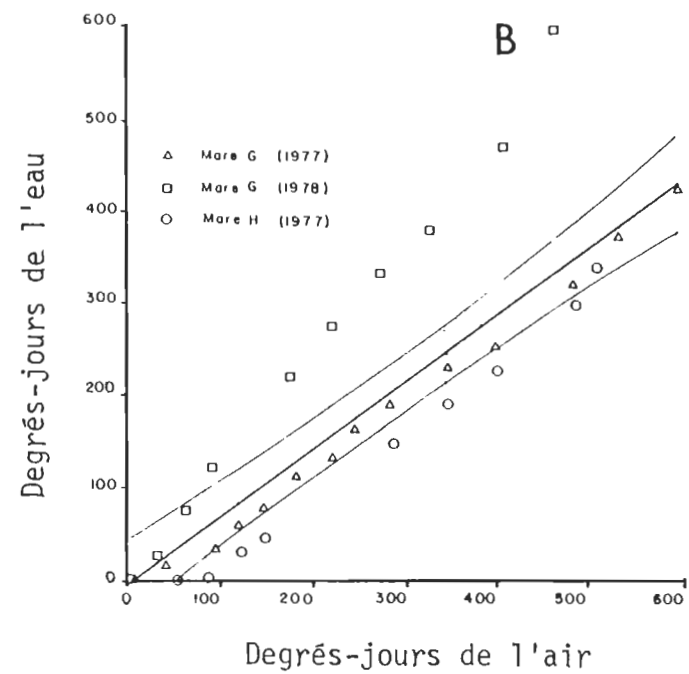
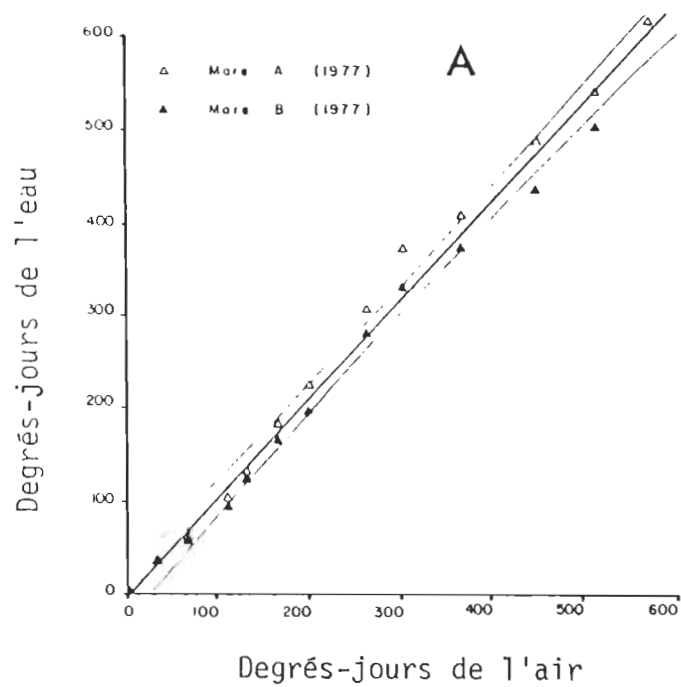


Figure 5 : Accumulation des degrés-jours dans l'eau des mares en fonction de celle dans l'air: en A, niveau de la cariçaie tourbeuse en B, niveau de la cédrière tourbeuse en C, niveau de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes.

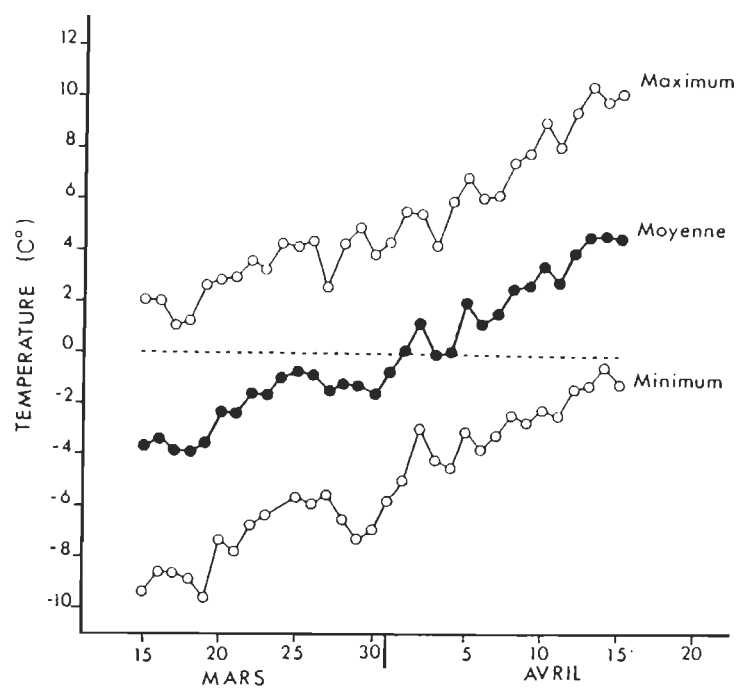


Figure 6 : Moyenne trentenaire (1941 - 1970) des températures minimales, moyennes et maximales de la région de Trois-Rivières entre le 15 mars et le 15 avril (Données du Service Environnement Canada).

Cette date ne représente qu'une moyenne; chaque année, le passage du printemps thermique peut avoir lieu plus d'une semaine avant ou après cette date. Toutefois la mise en eau des mares à Aedes communis semble coïncider avec ce phénomène . Aussi l'accumulation du nombre de degrés-jours dans les mares peut être estimée par celle de l'air depuis le premier avril en prenant la pente comme correctif. La précision de l'estimation est donnée par les limites de confiance à 95 % de la droite de la figure 5b. La phénologie des deux autres espèces étudiées est différente, les éclosions ayant lieu quelques jours après le passage du printemps thermique. Cependant comme le nombre de degrés-jours déjà accumulés à la mise en eau de leurs mares, semble négligeable, le passage du printemps thermique peut donc être utilisé comme date du début de l'accumulation des degrés-jours de l'air. Toutefois nous émettons nos réserves pour ces deux espèces, car seule une étude plus complète de leur phénologie permettrait de préciser cette dernière affirmation.

Quatrième chapitre

LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE

La vitesse du développement larvaire des organismes poikilothermes est essentiellement fonction de la température dans la mesure où les paramètres du milieu n'interviennent pas en tant que facteurs limitants.

La relation entre la vitesse de développement larvaire et la température a la forme sigmoïde typique des réactions biologiques (Cléments 1963). En deça d'un seuil inférieur de température particulier à chaque espèce, la croissance s'arrête, alors qu'au-dessus le taux augmente progressivement avec la température atteignant un sommet au-delà duquel il décline rapidement.

Les modèles mathématiques couramment utilisés pour décrire les relations entre la vitesse de développement des larves de moustiques et la température sont décrits par Cléments (1963). Il proviennent de nombreuses recherches tant réalisées en laboratoire qu'en milieu naturel.

4.1 Les modèles mathématiques

Il revient à Réaumur (1735, 1736) d'avoir proposé le premier le concept de l'exigence thermique, mais il a fallu attendre au début du siècle présent avant que la vitesse de développement ne soit formulée mathématiquement comme une fonction de la température (voir Belerahdek 1930).

Le premier modèle, nommé sommation thermique, considère que le taux de croissance est proportionnel à la température de sorte que le temps requis pour le développement multiplié par la température est constant. La formule est la suivante:

$$K = D (t - t_0)$$

où: K est la constante thermique;
D la durée du développement;
t la température à laquelle a lieu le développement;
t₀ le seuil inférieur de température au-dessous duquel le développement s'arrête.

Chez les Culicidae, il a d'abord été utilisé par Bodenheimer (1924) pour analyser la vitesse de développement larvaire d'Aedes aegypti (Linné). Par la suite, les travaux de Bar-Zeev (1958), Sinègre (1974), Wiberg-Larsen (1978) ainsi que ceux de Wills et Fish (1973) ont montré l'applicabilité de ce modèle. Ce sont cependant Haufe et Burgess (1956) qui lui ont donné le plus de justesse en y introduisant une température seuil supérieure. Cet ajout leur a permis d'analyser avec succès le développement de dix espèces de Culicidae communs dans l'Hémi-arctique canadien. Ce modèle donne un rendement élevé seulement lorsque la croissance d'un organisme a lieu dans la section médiane de l'éendue des températures de développement, mais dans les extrêmes, il devient inutilisable (Cléments 1963).

Le taux de croissance des organismes poikilothermes est perçu comme le résultat de l'interaction entre des facteurs inducteurs et inhibiteurs dûs à l'augmentation de la température. Aussi plusieurs modèles plus adéquats, ont été élaborés en fonction de cette théorie. Ils exigent d'être utilisés à partir de résultats obtenus en laboratoire où les organismes sont élevés à différentes températures constantes.

Citons d'abord le modèle de la courbe funiculaire de Janish (1925, 1928, 1932) qui a été utilisée avec succès pour décrire la vitesse de développement larvaire d'Anopheles quadrimaculatus Say (Huffaker 1944), puis le modèle de la courbe logistique modifiée de Pradhan (1945, 1946) pour Anopheles subpictus (Grassi) et A. stephensi Liston (Lal 1953) et pour Aedes cantans (Mg.) (Service 1977); enfin signalons que Nielsen et Evans (1960) ont montré que le modèle le plus adéquat décrivant le taux de croissance des pupes d'Aedes taeniorhynchus (Weidemann) était la formule de Krogh-Jorgensen décrivant la relation entre la température et le métabolisme de la respiration. Récemment, Slater et Pritchard (1979) ont utilisé un algorithme pour décrire la vitesse de développement d'Aedes vexans (Meigen) en milieu naturel. L'espèce a d'abord été élevée en laboratoire à différentes températures constantes. Ensuite, les données recueillies pour chacun des stades et chacune des températures ont été introduites dans un programme informatisé sous forme d'un algorithme qui, d'après les données de température des mares, décrit la croissance des larves. Selon les auteurs, le modèle explique une bonne partie des observations effectuées en milieu naturel, mais la partie toutefois inexpliquée reste non-négligeable.

Malgré tout, le modèle de la sommation thermique reste largement utilisé. Il demeure en effet le seul permettant d'intégrer facilement les variations journalières de température. En agriculture, il est de loin le modèle le plus utilisé (Ouellet et Laporte, 1975 (1966); Holmes et Robertson 1966). Il en est de même pour les insectes ravageurs des cultures dont les dates des phases nuisibles sont prédites à l'aide de ce modèle (Dowell et Fitzpatrick 1978; Ives 1973; AliNiazee 1976; Eklund et Simpson 1977) alors que des modèles très élaborés (Barfield et al. 1977) ne sont généralement utilisés que pour expliquer les réactions d'organismes élevés en laboratoire à des températures constantes. En définitive, le modèle de la sommation thermique, malgré ses limites donne une très bonne approximation des faits observés en milieu naturel.

4.2 L'analyse des données expérimentales

Nous avons mesuré la température moyenne des mares à l'aide d'un enregistreur chimique (Berthet 1960). Les tubes de saccharose placés à raison de deux par mare étaient changés toutes les semaines. Leur positionnement a cependant été délicat à définir. En effet, l'insolation partielle de plusieurs gîtes crée des gradients thermiques auxquels réagissent les larves. Le matin, elles se dirigent sur les pourtours ensoleillés là où la température est la plus élevée (Iversen 1971). Elles choisissent habituellement la zone où la température leur donne le meilleur confort physiologique (Haufe et Burgess 1956). La nuit, elles restent dans les zones profondes où la température reste plus élevée. En regard de ces comportements, les tubes de saccharose ont été placés là où il nous semblait que les larves séjournent le plus.

Les températures moyennes mesurées par cette méthode ont servi dans le modèle de la sommation thermique selon la formule précédemment décrite au début de ce chapitre.

L'âge des larves s'évalue à leur stade. Ainsi la croissance d'une population larvaire peut être représentée en exprimant les pourcentages de chacun des stades larvaires en fonction du temps. A la figure 7, nous présentons comme exemple la population d'Aedes communis de la mare C (1978).

Chaque stade de développement (larvaire et nymphal) est représenté par un symbole. Pour chacun des résultats exprimés, nous avons indiqué des écarts correspondant aux limites de confiance à 95% calculés à partir du nombre de spécimens par échantillon (cf. Zar 1974, p. 34). Le recouplement des courbes s'explique en grande partie par l'étalement de l'éclosion sur plusieurs jours et par les différences tant entre les individus qu'entre les sexes. Ce genre de représentation rend toutefois difficile l'interprétation des résultats. Ainsi en exprimant les pourcentages cumulés des stades larvaires en fonction du temps (Figure 8), on obtient des courbes sigmoïdes qui délimitent chacun des stades. Ce procédé fait toutefois disparaître l'information concernant le dernier stade (le nymphal dans le cas considéré). La figure 8 se lit ainsi: par exemple à 50% sur la courbe des stades II, 50% des individus sont du premier ou du deuxième stades et l'autre 50% de la population à des stades plus avancés, et ainsi de suite.

La tendance des courbes à se resserrer vers le bas doit être attribuée à la température des mares. En effet, au chapitre I, nous avons mentionné que

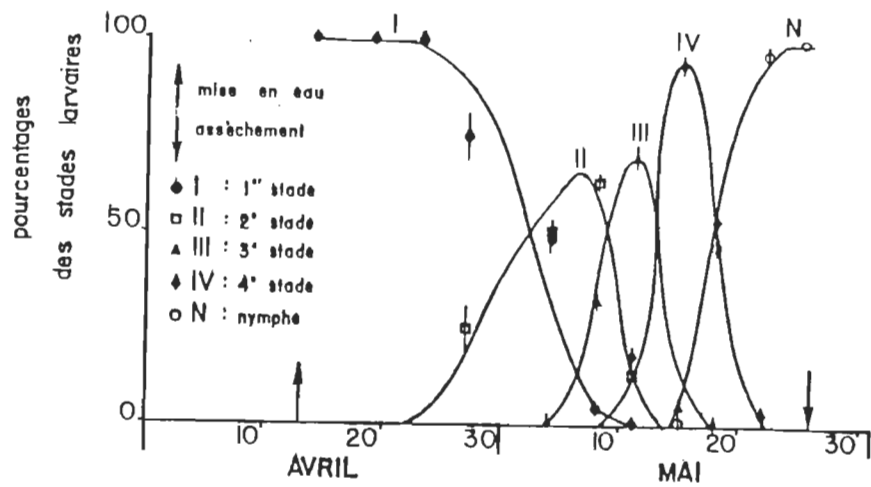


Figure 7 : Représentation de la croissance de la population d'*Aedes communis* de la mare C (1978) en exprimant les pourcentages de chacun des stades en fonction du temps.

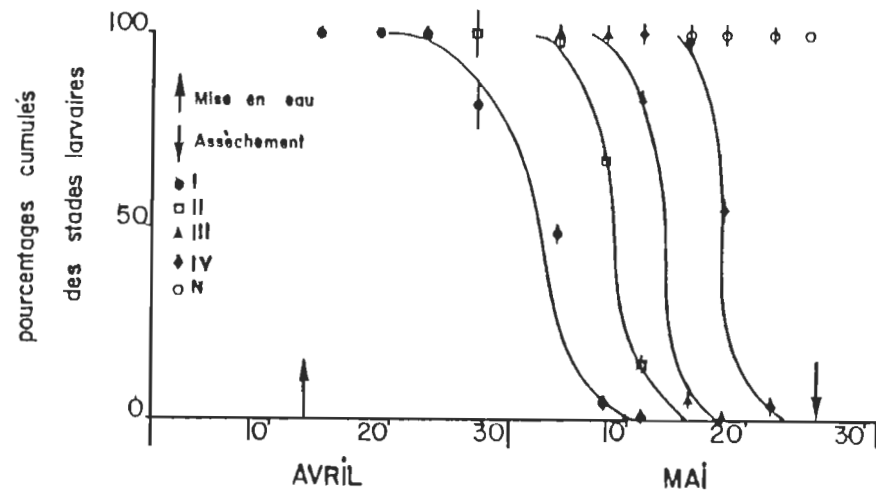


Figure 8 : Représentation de la croissance de la population d'Aedes communis de la mare C (1978) en exprimant les pourcentages cumulés de chacun des stades en fonction du temps.

la température moyenne des mares augmentait tout au long de la courte période de développement des larves. Or cette augmentation progressive induit une accélération de leur croissance. Dans le but d'en tenir compte, nous avons donc exprimé les pourcentages cumulés en fonction des degrés-jours au-dessus de 0°C accumulés dans la mare depuis sa mise en eau (Figure 9). Ils ont été calculés à partir de la température moyenne mesurée par la méthode de l'inversion du saccharose.

Le choix du seuil inférieur de température, soit 0°Celsius , reste discutable. La température minimale permettant, par exemple, à Aedes communis d'atteindre le stade imaginal à 7 ou 8°C par Sljonova (1952), in Mohrig (1969), à $3,6^{\circ}\text{C}$ par Haufe et Burgess (1956), à une température "semblable" par Iversen (1971) et à 2°C par Wesenburg-Lund (1921), bien qu'entre 0 et 2°C il y ait un développement certain. Quant à nous, notre méthode de mesure de la température ne nous donnait d'informations ni sur la durée et ni sur l'amplitude des variations de température. Aussi avons-nous choisi 0°C comme seuil de température de développement comme l'ont proposé Wills et Fish (1973).

Les limites de confiance qui accompagnent chaque courbe délimitent un champ de précision de 95%. En prenant le probit des pourcentages cumulés, les courbes sont ramenées en droite (Figure 10). Par un programme informatisé (Daum 1970), qui donne une pondération d'autant plus élevée aux valeurs s'approchant de 5 sur l'échelle probit (i.e. 50%) et qui tient compte du nombre de spécimens à chacun des points, on obtient des droites et leurs limites de confiance à 95%. Le probit est un modèle élaboré à partir de la courbe normale modifiée, aussi les valeurs 0 et 100%, respectivement équivalentes à moins et plus l'infini sur l'échelle probit, sont inutilisables. Cepen-

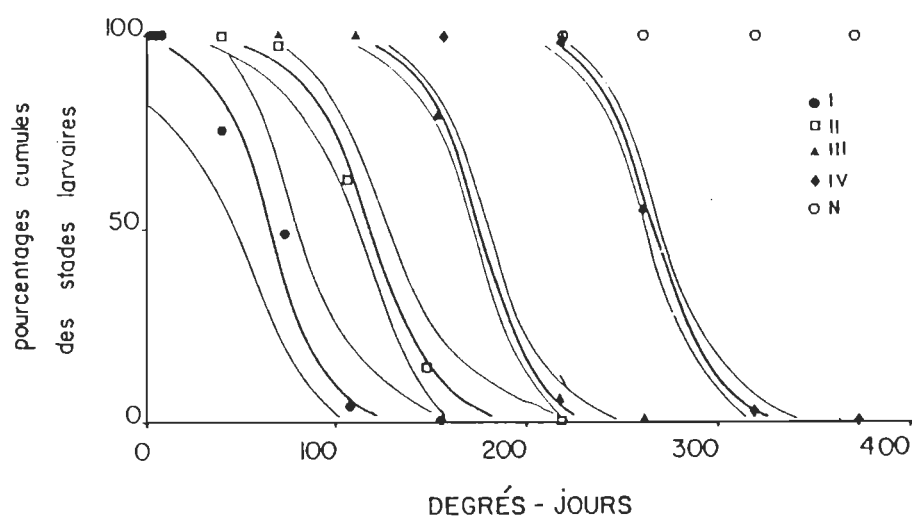


Figure 9 : Représentation de la croissance de la population d'*Aedes communis* de la mare C (1978) en exprimant les pourcentages cumulés de chacun des stades en fonction du nombre de degrés-jours accumulés dans la mare depuis sa mise en eau.

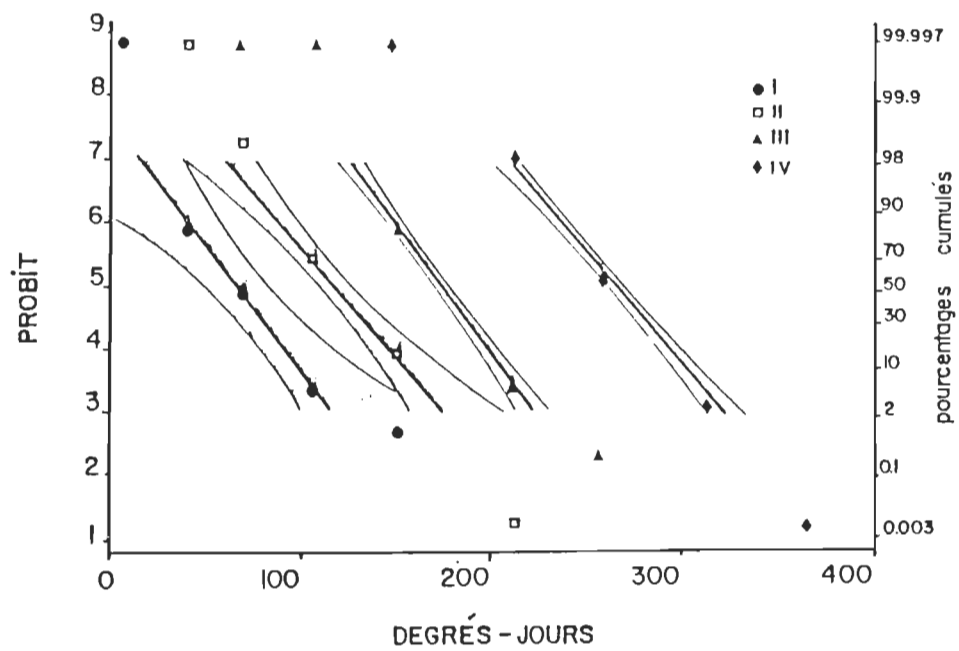


Figure 10 : Représentation de la croissance de la population d'Aedes communis de la mare C (1978) en exprimant le probit des pourcentages cumulés de chacun des stades en fonction du nombre de degrés-jours accumulés dans la mare depuis sa mise en eau.

dant le programme de Daum (1970) les considère comme équivalents à .01 et 99.99%, ce qui permet d'ajouter beaucoup de précision aux droites.

Nous avons tracé les droites entre les valeurs probit 2 et 7, soit approximativement 2 et 98 %. Au delà de ces valeurs, les limites de confiance des droites se chevauchent. Les valeurs intéressantes correspondent à 5 sur l'échelle probit, c'est-à-dire 50%. Par exemple à 66 degrés-jours, 50% des individus sont encore au premier stade et 50% à des stades plus avancés. Dans le texte qui suit, nous utiliserons toujours les valeurs prises à 50%, qui traduisent quatre étapes de développement des populations étudiées, déterminées à partir des quatre droites. Ces étapes de développement sont nommées, pour les besoins de la cause, E.D.I, E.D.II, E.D.III et E.D.IV.

En prenant pour acquis que toutes les populations d'une même espèce ont la même séquence de développement, le modèle proposé peut être utilisé aux fins de comparaison. Il devient dès lors possible de vérifier si toutes les populations d'une même espèce ont les mêmes constantes thermiques. Nous avons donc réuni les résultats provenant de toutes les stations. Ils sont présents aux figures 11, 12 et 13 et les valeurs de chacune des étapes de développement de chacune des espèces consignées, au Tableau VIII.

Kardatzke (1979) a élevé à une température constante de 21°C sous des conditions optimales de nourriture, de densité et de profondeur d'eau, les trois espèces que nous avons étudiées. Ces résultats sont comparés avec les nôtres au Tableau IX. Nous ne possédons pas de moyens statistiques adéquats pour les comparer entre eux. Nos valeurs représentent des temps médians pour chacune des étapes de développement de nos populations, tandis

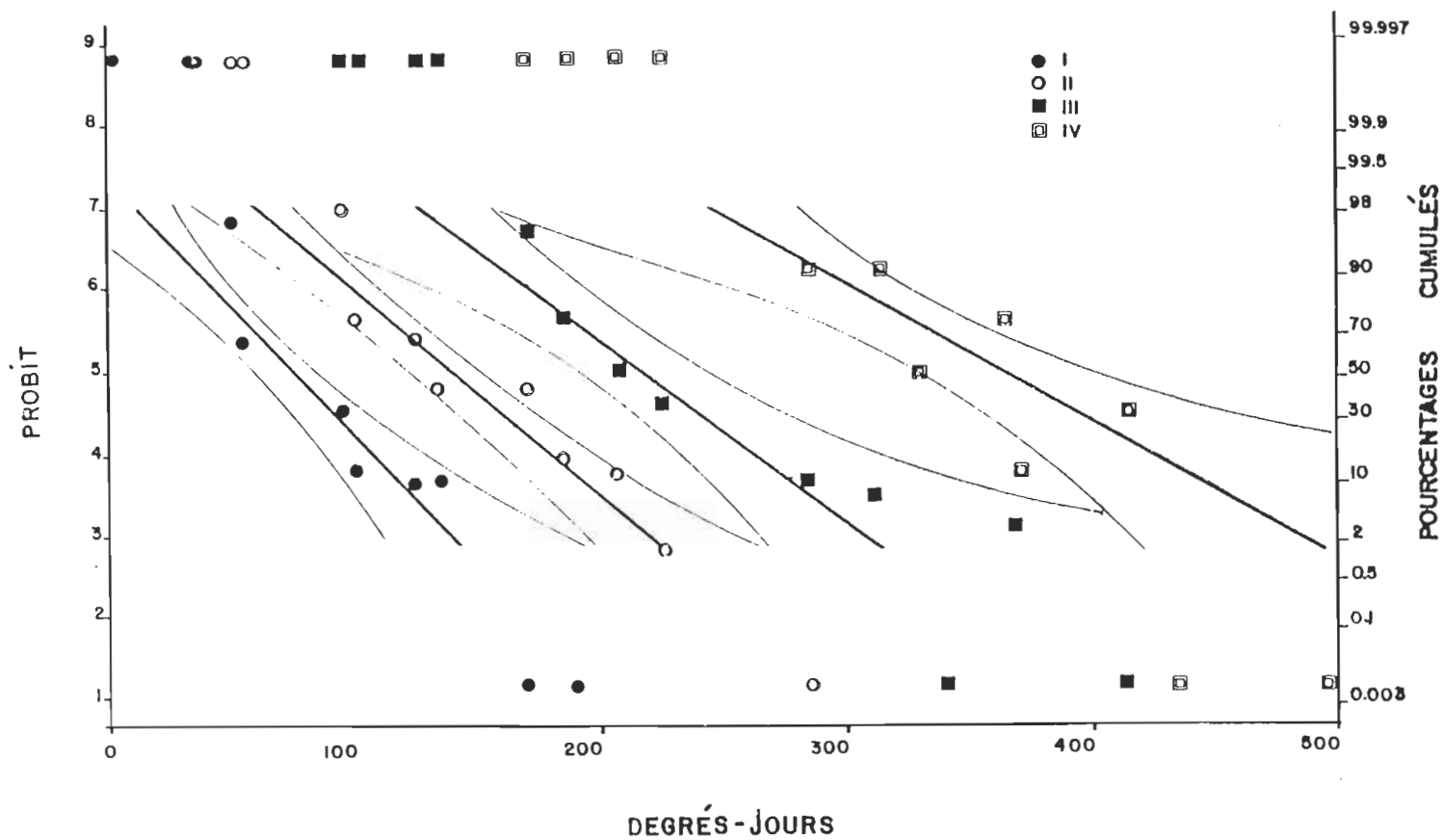


Figure 11 : Représentation de la croissance des populations d'*Aedes abserratus* des mares A (1977) et B (1977) en exprimant le probit des pourcentages de chacun des stades en fonction du nombre de degrés-jours accumulés dans les mares depuis leur mise en eau.

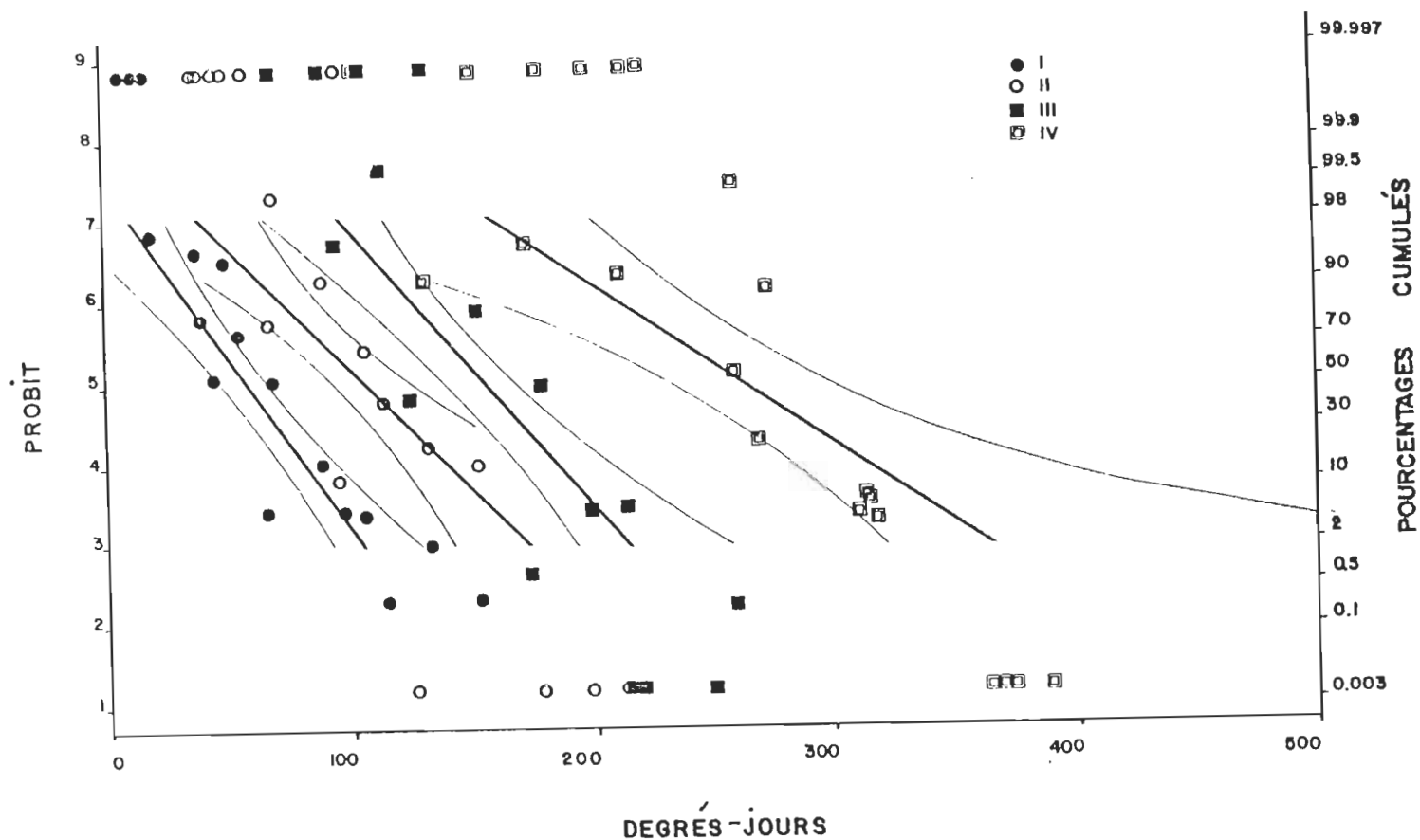


Figure 12 : Représentation de la croissance des populations d'*Aedes communis* des mares C (1978), D (1977), E (1977) et E (1978) en exprimant le probit des pourcentages de chacun des stades en fonction du nombre de degrés-jours accumulés dans les mares depuis leur mise en eau.

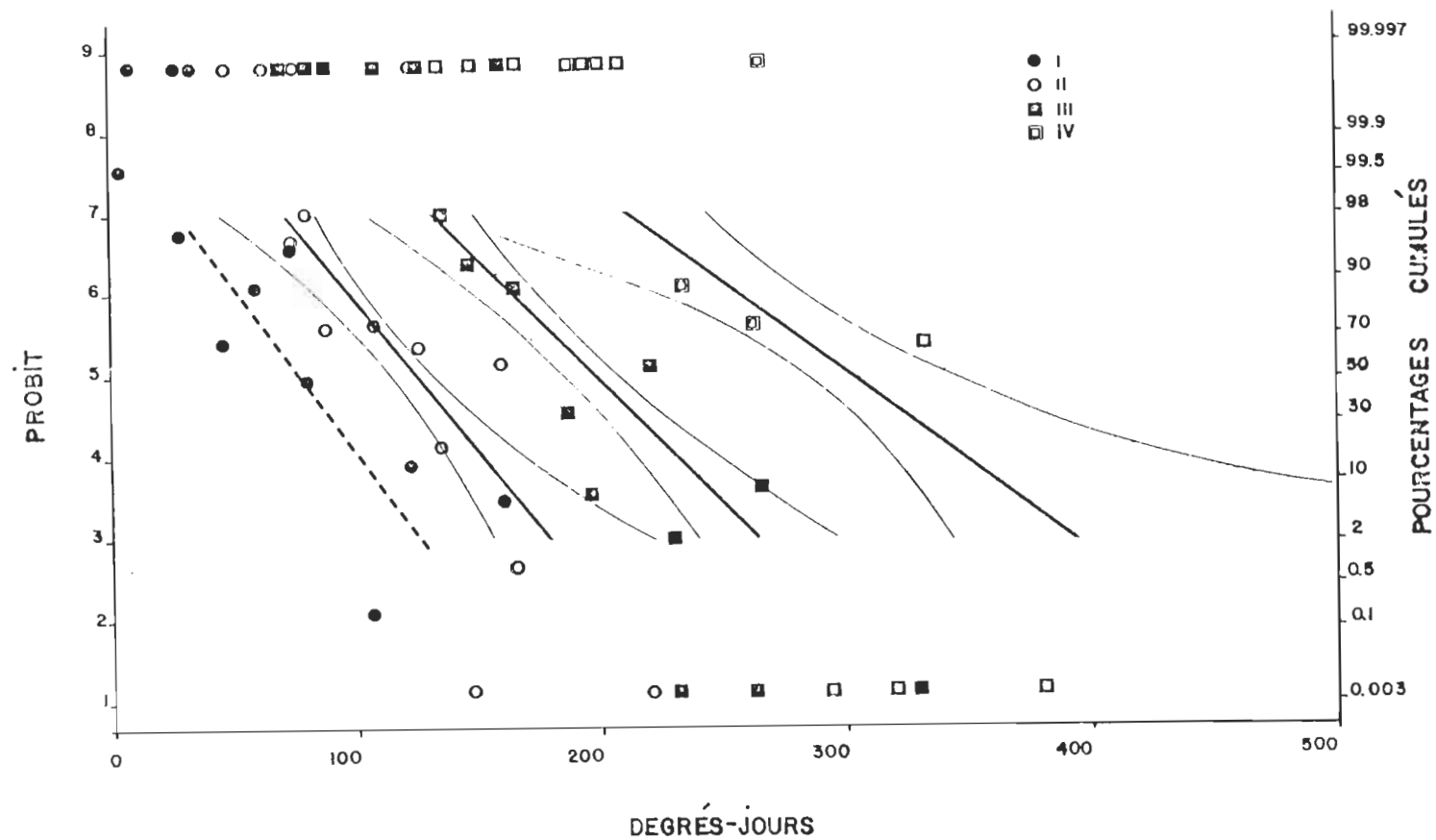


Figure 13: Représentation de la croissance des populations d'*Aedes punctor* des mares G (1977), G (1978) et H (1977) en exprimant le probit des pourcentages de chacun des stades en fonction du nombre de degrés-jours accumulés dans les mares depuis leur mise en eau.

TABLEAU VIII: Valeurs en degrés-jours de chacune des étapes de développement des trois espèces étudiées ainsi que leurs limites de confiance à 95 %.

Valeurs en degrés-jours de chacune des étapes de développement				
Espèces	Etapes de développement	limite inférieure	moyenne	limite supérieure
<u>A. communis</u>	E.D. I	50	60	68
	E.D. II	98	110	130
	E.D. III	144	158	174
	E.D. IV	235	264	302
<u>A. punctor</u>	E.D. I	*	70	*
	E.D. II	117	125	136
	E.D. III	188	199	213
	E.D. IV	283	306	356
<u>A. abserratus</u>	E.D. I	66	77	93
	E.D. II	129	142	157
	E.D. III	199	221	255
	E.D. IV	340	366	419

* Valeurs inexistantes : la droite dont est tirée la moyenne n'est pas significativement différente de 0.

TABLEAU IX : Comparaison en pourcentage du temps de développement des quatre premiers stades larvaires (Kardatzke 1979) et celui des quatre premières étapes de développement des trois espèces étudiées.

	Stade	% de chacun des stades larvaires	Etape de développement	% de chacune des étapes de développement
<u>A. abserratus</u>	I	23,9	I	21,0
	II	19,3	II	17,8
	III	21,6	III	21,6
	IV	40,9	IV	39,6
<u>A. communis</u>	I	24,5	I	22,7
	II	17,4	II	18,9
	III	21,6	III	18,2
	IV	36,5	IV	40,2
<u>A. punctor</u>	I	24,5	I	22,9
	II	16,9	II	18,0
	III	18,0	III	24,1
	IV	39,3	IV	35,0

que celles de Kardatzke correspondent plutôt à des temps moyens de chacun des stades. Elles expriment donc une même réalité, de façon cependant non-identique. Car le temps moyen nécessaire aux individus d'une population pour passer d'un stade à un autre est un peu différent de la valeur en degrés-jours, qualifiant le temps entre deux étapes de développement d'une population. Dans le premier cas, la valeur exprime le temps moyen que prennent les individus pour passer d'un stade à un autre, alors que dans le second, la valeur représente le temps médian pour que des individus passent d'un stade à l'autre de leur développement. Comme chaque étape est caractérisée par un stade dominant, il devient possible de les comparer avec les temps moyens entre chacun des stades. Il est remarquable de noter que, malgré tout, les valeurs exprimées en pourcentage restent du même ordre de grandeur. Ces faits montrent donc que notre méthode d'intégrer la température n'est pas sans fondement. Les différences viennent aussi du fait que les populations en milieux naturels ne croissent pas toujours dans des conditions optimales, car divers facteurs biotiques et abiotiques font eux aussi varier la vitesse de développement (Nayar et Sauermann 1970 a,b,c; Nekrasova 1976; Trpis et Horsfall 1969).

Plusieurs chercheurs ont déjà étudié le développement des moustiques dans leur habitat naturel. Ainsi, Haufe et Burgess (1956) ont mesuré à Fort Churchill (59°N; 94°O) le nombre de degrés-jours nécessaires à la croissance d'A. communis et A. punctor. A ce propos, il faut toutefois signaler que les populations étudiées appartenaient à l'espèce A. churchillensis Ellis et Brust, espèce qui est sympatrique à A. communis (Ellis et Brust 1973). A cette latitude, la présence du pergélisol induit un gradient vertical de température donnant la possibilité aux larves de choisir la température phy-

siologique préférentielle. Aussi ont-ils utilisé deux seuils de température, un inférieur de 3,6 °C et un supérieur de 16 °C. Leurs résultats sont difficilement comparables aux nôtres.

Par contre, en Pennsylvanie, Wills et Fish (1973) ont mesuré l'accumulation des degrés-jours nécessaires au développement d'A. communis et d'A. abserratus en prenant 0 °C comme seuil inférieur. Malgré des résultats difficilement interprétables, il est possible de constater que la nymphe totale de ces deux espèces a lieu en moins de 175 degrés-jours, alors que nos résultats montrent qu'après 264 et 366 degrés-jours, nos populations d'A. communis et d'A. abserratus n'en sont qu'à la E.D. IV.

Plusieurs causes peuvent expliquer les différences ainsi notées. D'une part, dans les conditions naturelles, les variations des densités, de la disponibilité en nourriture des biotopes, de la photopériodes ou de la profondeur d'eau en expliquent probablement une partie, et il reste encore à déterminer quelle est la part respective et/ou combinée de ces facteurs sur la croissance des populations larvaires.

D'autre part, il faut aussi signaler que la méthode même de mesure de la température par l'inversion du saccharose peut, dans les conditions prévalant au début du printemps au Canada, justifier en soi une partie des différences notées dans les résultats comparés. En effet, cette méthode surestime la température moyenne arithmétique (Jones 1972).

En fonction des constantes thermiques mesurées, on peut classer les populations des trois espèces étudiées selon leur vitesse de développement:

A. communis nécessite 264 degrés-jours, A. punctor 306 et A. abserratus 366. Les résultats de Kardatzke (1979), exprimés en jours, aboutissent au même classement: A. communis (11,5 jours), A. punctor (12,2 jours) et A. abserratus (12,4 jours). Le modèle établi permet donc de caractériser ces espèces en fonction de leur exigence thermique respective et met en évidence les relations existant entre la température et le taux de croissance des larves en milieux naturels.

L'absence d'espèces communes aux trois types de biotopes étudiés ne permet pas de préciser le rôle des conditions thermiques dans les gîtes sur les valeurs des constantes thermiques mesurées. Les milieux à A. communis et à A. punctor ont, dans le secteur étudié, sensiblement les mêmes conditions thermiques. Par contre, le gîte à A. abserratus dominant, milieu ouvert, est caractérisé par de fortes variations de température entre le jour et la nuit. Dans un tel cas, la méthode par l'inversion du saccharose surestime la température moyenne qui est proportionnelle à l'amplitude des variations thermiques. Nous avons, pour cette raison, tenté de préciser ce phénomène en effectuant des observations dans des milieux où ces espèces cohabitent. Dans ce cas, les populations d'A. communis montrent un développement plus rapide que celui des populations d'A. abserratus et d'A. punctor, qui ont alors un taux de développement du même ordre de grandeur.

On peut déduire de ces observations complémentaires que les constantes thermiques mesurées qualifient autant les espèces que les biotopes au sein desquels elles se développent et où elles sont dépendantes des conditions thermiques y régnant.

Comme nous l'avons montré au chapitre II, il existe une corrélation élevée entre les degrés-jours accumulés dans l'air et ceux dans les mares. Ce lien permet donc de prédire le développement des larves par les seules données de météorologie, habituellement disponibles pour une région donnée. Cependant, il faut garder en mémoire que toutes les mares d'un même niveau n'ont pas toutes des conditions physiques identiques. Les populations qu'elles abritent n'arriveront donc pas toutes à maturité en même temps. Ce système de prédiction fournit donc des estimations qu'il faut considérer comme des ordres de grandeur. Car estimer les degrés-jours des mares par ceux de l'air revient à dire qu'on ne tient pas compte des facteurs comme les périodes d'ensoleillement ou de vent, qui jouent aussi des rôles importants dans les échanges thermiques air-eau (Edinger et al. 1968).

En résumé, le modèle de la sommation thermique décrit de façon satisfaisante les relations entre la température et le taux de croissance des larves en milieu naturel. Les constantes thermiques qualifient les espèces, mais aussi leur niveau et montrent ce qui peut être les limites du modèle proposé. Cependant il permet à tout moment d'estimer la quantité de degrés-jours accumulés dans une mare pour une population donnée et celle nécessaire pour atteindre un développement déterminé.

La prédiction de l'étape de développement, auquel est parvenue une population donnée à un moment donné, prédite à partir des minima et des maxima de l'air devient moins précise et sa valeur ne représente qu'un ordre de grandeur.

Cinquième chapitre

LA MORTALITE LARVAIRE ET LA PRODUCTIVITE DES MARES

A la fonte des neiges, l'énorme quantité d'eau libérée donne lieu à la formation des mares dont l'existence ne dépasse guère deux mois. Les espèces végétales hygrophiles, en se développant rapidement, sous nos conditions climatiques, assèchent les mares par évapotranspiration intense. Pendant cette courte période de temps, les populations de moustiques qui s'y développent accumulent une certaine biomasse qu'elles libéreront massivement lors de l'émergence des adultes, et qui va être ainsi disponible pour l'écosystème terrestre. Pendant cette courte période de temps aussi, une sélection rigoureuse s'exerce sur ces populations, et la productivité enregistrée est en partie fonction de leur taux de survie.

Ainsi, par un échantillonnage quantitatif et des évaluations de volume d'eau des mares, il a été possible d'estimer les effectifs de ces populations durant leur phase aquatique. Nous en analyserons deux paramètres importants: les taux de mortalité et la productivité nette de ces populations.

5.1 Généralités

5.1.1 La mortalité durant la phase aquatique

Comme c'est le cas pour la plupart des populations d'insectes aquatiques à métamorphose complète, la mortalité des moustiques est très élevée pendant leur écophase aquatique.

La régulation de ces populations est caractérisée par deux types de facteurs: l'un dit intrinsèque qui agit indépendamment de la densité, et l'autre dit extrinsèque qui reste dépendant du nombre d'individus (Price 1975). Chez les Culicidés, le premier regroupe les conditions adverses de l'environnement et la prédation non-spécifique, et le second, la maladie au sens général et la prédation spécifique.

Règle générale, le taux de mortalité semble sensiblement du même ordre de grandeur chez l'ensemble des espèces boréales. Toutefois, il n'est pas toujours exprimé de façon identique. Par exemple, certains auteurs expriment le taux de mortalité en fonction de la période couvrant le début de l'éclosion de toutes les larves jusqu'au moment où 50% des larves ont atteint le quatrième stade (Enfield et Pritchard 1977a) ou jusqu'à l'apparition du premier adulte (Wiberg-Larsen 1978). D'autres l'expriment en fonction de toute la phase aquatique (Iversen 1971; Lakhani et Service 1974; Vansulin 1977). Mentionnons que de façon générale, la mortalité durant la phase aquatique est d'au moins 85%.

La mortalité varie d'un stade à un autre. Chez Aedes cantans (Meigen), par exemple, elle est très élevée au premier stade, soit environ 50%, et baisse graduellement aux stades suivants (Lakhani et Service 1974). Chez une espèce tropicale, A. aegypti (Linné), retrouvée dans des contenants abandonnés et des pièges à fourmis, les plus fortes pertes ont lieu au quatrième stade durant les mois les plus froids et au premier stade durant les mois les plus chauds (Southwood et al. 1972). Le phénomène est donc complexe. De plus, la mortalité occasionnée par les prédateurs et la maladie, c'est-à-dire les infections virales et bactériennes ainsi que le parasitisme, expliquent rarement les pertes observées (Lakhani et Service 1974). D'autres facteurs, souvent négligés, interviennent en tant que régulateurs de populations. Signalons particulièrement la compétition pour la nourriture et l'espace, ainsi que l'émission de toxines par les larves (Lakhani et Service 1974). Enfin, des conditions de faible pluviosité printanière entraînent occasionnellement l'assèchement prématuré de plusieurs mares, causant des réductions marquées du nombre d'individus dans certaines régions (Wiberg-Larsen 1978).

5.1.2 La productivité nette

Chez les espèces univoltines, la productivité d'une population se définit comme le nombre d'adultes produits par unité de surface et par année; elle peut être aussi exprimée en biomasse (nombre de gramme produit par unité de surface et par année). Elle est le résultat d'un ensemble de facteurs en constante interrelation avec le reste de l'écosystème et représente donc une mesure de l'état d'une population en équilibre avec le reste de l'éco-

système.

Vansulin (1977), par exemple, a observé dans la région de Leningrad, de 1969 à 1974, une productivité en Culicidae de 15 à 45 millions de nymphes à l'hectare. Cette variation de la productivité observée sur une période de six ans, montre l'équilibre du système auquel participe ce groupe d'organismes. Ce n'est pas seulement la mortalité larvaire qui affecte directement la productivité, mais aussi l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques qui régissent le cycle vital complet de ces organismes. Lakhani et Service (1974) ont étudié la phase aquatique d'A. cantans pendant trois ans, et malgré un taux de mortalité larvaire semblable pendant ces trois années d'observation, ils ont enregistré des variations de productivité dont l'amplitude a varié par un facteur de 3,6. De même, Tessier (1979) a observé dans les milieux riverains du fleuve St-Laurent, au niveau de l'Archipel des Cents-Iles (Québec), une productivité des espèces estivales 600 fois plus importante en 1976 qu'en 1977. Dans ce cas précis, les précipitations réduites en 1977 n'ont pas favorisé la mise en eau des gîtes. Par contre, au printemps 1976 et 1977, la même superficie ayant été inondée, lors de la crue printanière du fleuve, la productivité des communautés culicidiennes est restée du même ordre de grandeur.

5.2 Méthode d'analyse des résultats

Chez une population donnée, le calcul de la mortalité durant la phase aquatique demeure facile à estimer dans la mesure où l'on connaît le nombre d'individus au départ et celui à la fin, mais estimer les taux de mor-

talité à chacun des stades alors que plusieurs stades se retrouvent simultanément est assez complexe.

La solution consiste à prendre comme hypothèse que le taux de mortalité relatif pendant la durée d'un stade est constant, mais qu'il peut varier d'un stade à un autre. En effet, il est vraisemblable de le considérer comme constant sur une courte période de temps, sur la durée d'un stade, par exemple (Dempster, 1956).

Toutefois, la présence simultanée de plusieurs stades à la fois ne permet pas d'estimer directement le nombre total d'individus de chacun des stades (exemple à la Figure 14). Il est alors nécessaire de prendre la surface sous chacune des courbes et de la diviser par le temps médian du stade correspondant (Lakhani et Service 1974). On obtient ainsi une approximation du nombre d'individus par classe d'âge (stade).

Dans notre étude, nous ne connaissons la durée de chacun des stades qu'en fonction des degrés-jours, aussi avons-nous représenté les estimations des populations en fonction de cette dernière unité (exemple à la Figure 15). Comme valeur médiane de chacun des stades, nous avons utilisé des valeurs des étapes de développement des populations de chacune des espèces. Au cours de notre étude, nous n'avons pu mesurer la durée du stade nymphal. Nous l'avons donc estimée à partir des données de Kardatzke (1979). Considérant que les temps de développement des quatre stades larvaires mesurés par Kardatzke (1979) ressemblaient fortement aux nôtres, il nous a été possible d'exprimer les temps de développement des nymphes en degrés-jours (Tableau X).

Les valeurs des classes d'âge permettent de tracer des histogrammes (Figure 16) à partir desquels le nombre d'individus entrant dans

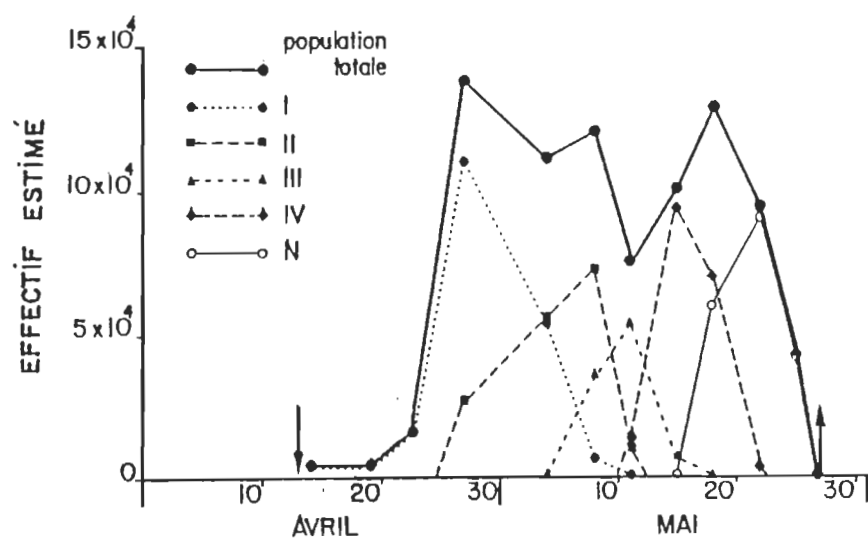


Figure 14 : Effectif de la population d'Aedes communis de la mare C (1978) exprimé en fonction du temps.

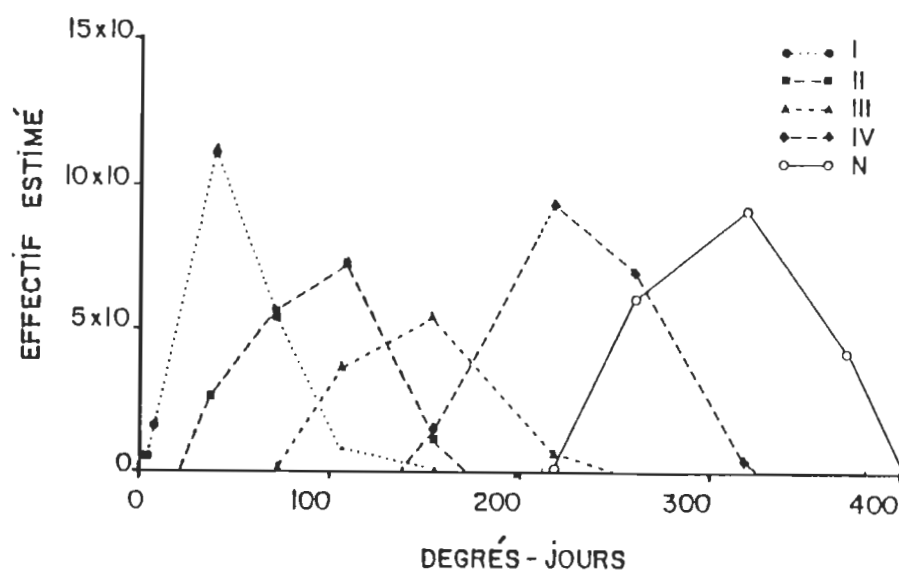


Figure 15 : Effectif de la population d'Aedes communis de la mare C (1978) exprimé en fonction du nombre de degrés-jours accumulés dans la mare depuis la mise en eau de la mare.

TABLEAU X : Estimation du temps de développement nymphal des trois espèces étudiées à partir des données de Kardatzke (1979).

Espèce		Stades considérés		
		I- IV	I - N	N
<u>A. aberratus</u>	Valeurs en jours selon Kardatzke (1979)	9,3	12,4	3,6
	Valeurs expérimentales en degrés-jours	366	(478)*	(142)
<u>A. communis</u>	Valeurs en jours selon kardatzke (1979)	8,4	11,8	3,4
	Valeurs expérimentales en degrés-jours	264	(371)	(107)
<u>A. punctor</u>	Valeurs en jours selon Kardatzke (1979)	8,9	12,2	3,3
	Valeurs expérimentales en degrés-jours	306	(419)	(113)

*Les parenthèses indiquent des valeurs estimées à partir des données de Kardatzke((1979).

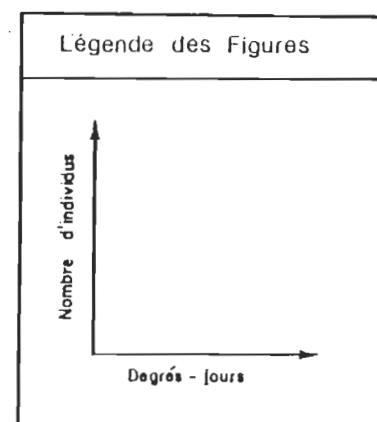
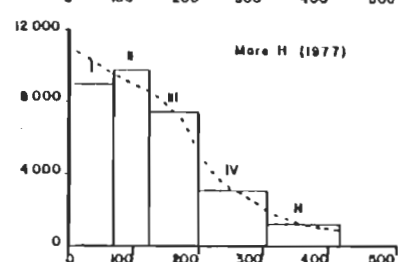
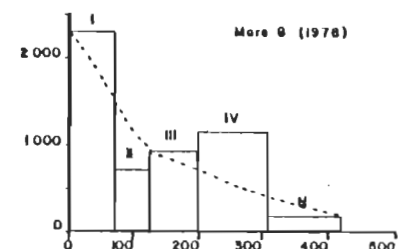
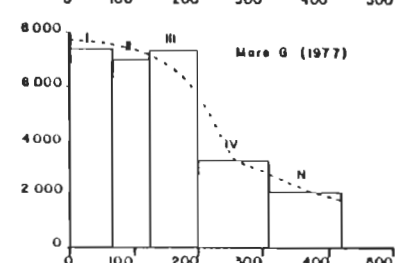
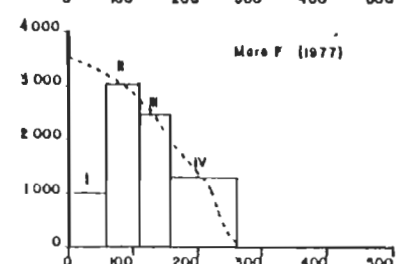
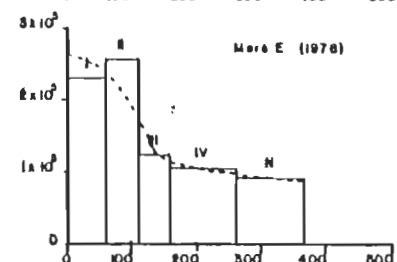
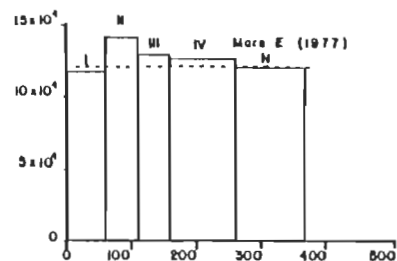
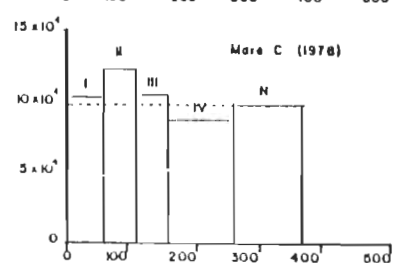
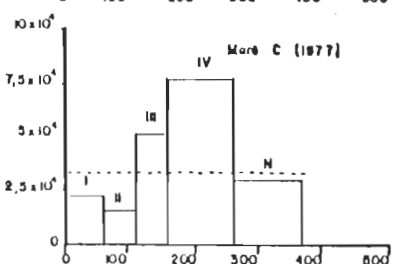
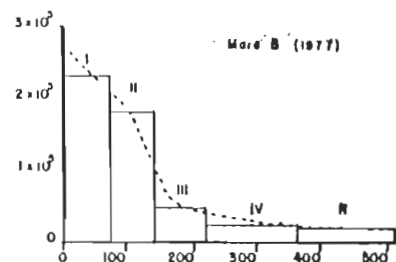
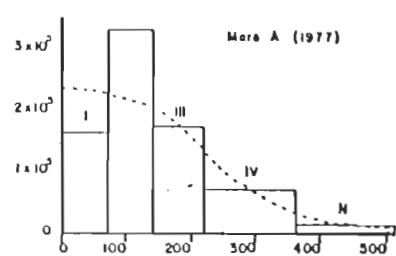


Figure 16 : Histogramme de chacune des classes d'âge (stades) des onze populations étudiées.

chacun des stades peut être évalué. Cette méthode permet de tracer des courbes précises sur les histogrammes. Il est recommandé de connaître le nombre d'oeufs prêts à éclore et le nombre d'adultes émergés. Ne possédant pas ces informations, les évaluations du nombre d'individus entrant au premier stade et le nombre d'adultes produits à l'émergence restent subjectives.

Le Tableau XI donne pour tous les stades des onze populations étudiées la surface sous les courbes, la durée de chacun des stades, les classes d'âge spécifique, le nombre d'individus passant d'un stade à l'autre et le pourcentage relatif de mortalité. Le tableau contient aussi le taux de mortalité totale pour chaque population durant leur phase aquatique.

5.3 Analyse des résultats

5.3.1 Niveaux de l'érablière rouge

Les évaluations de la mortalité chez les populations des mares C (1977), C (1978) et E (1977) n'ont pu être réalisées. Et pourtant, une part de ces populations a dû périr par prédation ou maladie. Nous croyons cependant qu'une part importante des erreurs vient d'une mauvaise évaluation des premiers stades. En effet, les conditions particulières des gîtes lors de la mise en eau rendent l'échantillonnage difficile. La présence de glace limite la prise d'échantillons. Les effectifs des premiers stades ont probablement été sous-estimés. Il est possible aussi que les fortes agglomérations de larves aux stades quatre et nymphal aient pu induire des surestimations des effectifs en dépit des précautions prises lors de l'échantillonnage. A la mare E (1978), la mortalité totale a été surestimée à 68% bien que les con-

TABLEAU XI : Estimation du nombre d'individus de chacune des classe d'âge (stade), du nombre entrant dans chacun des stades et de la mortalité larvaire de chacune des mares.

		X	Y	X / Y	Z	$\frac{Z_1 - Z_{1+1}}{Z_1} \times 100$	$\frac{Z_1 - Z_2}{Z_1} \times 100$
Mare et Espèce	Stade	Surface sous les courbes en larves X degrés-jours	Durée des stades représentée par les valeurs des étapes de développement en degrés-jours	Nombre d'individus de chacune des classes d'âge	Estimation du nombre d'individus entrant dans chacun des stades (voir figure 16)	Pourcentage de mortalité relative	Pourcentage de mortalité totale
Mare A (1977) <u>A. abseerratus</u>	I	12 774 000	77	165 376	233 000	6	97
	II	21 582 000	65	332 030	220 000	8	
	III	13 860 000	79	175 443	203 000	31	
	IV	10 357 000	145	71 428	140 000	71	
	N	1 014 000	149	6 787	40 000	83	
	A				7 000		
Mare B (1977) <u>A. abseerratus</u>	I	17 810 000	77	231 300	270 000	23	92
	II	11 710 000	65	180 000	207 000	40	
	III	7 816 000	79	48 303	125 000	72	
	IV	3 513 000	145	24 228	35 000	31	
	N	7 307 000	149	22 120	24 000	12	
	A				22 000		
Mare C (1977) <u>A. communis</u>	I	1 344 600	60	22 411	-----		
	II	7737 6000	50	14 752	-----		
	III	2 490 200	448	51 879	-----		
	IV	8 159 300	106	76 974	-----		
	N	3 224 500	107	30 134	-----		
	A				30 000		
Mare C (1978) <u>A. communis</u>	I	6 165 000	60	102 751	-----		
	II	6 137 000	50	122 758	-----		
	III	4 976 000	48	103 671	-----		
	IV	9 123 000	106	86 076	-----		
	N	10 315 000	107	96 410	-----		
	A				100 000		
Mare E (1977) <u>A. communis</u>	I	7 034 000	60	117 239	-----		
	II	7 097 000	50	141 941	-----		
	III	6 270 000	48	130 635	-----		
	IV	13 561 000	106	127 937	-----		
	N	12 814 000	107	119 762	-----		
	A				120 000		
Mare E (1978) <u>A. communis</u>	I	13 870 000	60	231 311	265 000	11	68
	II	12 908 000	50	258 160	235 000	34	
	III	5 870 000	48	122 291	155 000	26	
	IV	11 108 000	106	104 792	115 000	17	
	N	9 779 000	107	91 392	95 000	11	
	A				85 000		
Mare F (1977) <u>A. communis</u>	I	59 070	60	985	3 500	9	100
	II	149 670	50	3 000	3 200	14	
	III	117 660	48	2 451	2 700	31	
	IV	136 750	106	1 290	1 900	100	
	N	0	107	0	0		
	A				0		
Mare G (1977) <u>A. punctator</u>	I	516 100	70	7 373	8 000	10	79
	II	385 300	55	7 005	7 200	7	
	III	541 100	74	7 312	6 700	18	
	IV	340 000	107	3 183	5 500	55	
	N	240 000	113	2 130	2 500	32	
	A				1 700		
Mare G (1978) <u>A. punctator</u>	I	161 850	70	2 312	2 300	35	91
	II	41 130	55	748	1 500	33	
	III	67 350	74	910	1 000	35	
	IV	122 830	107	1 148	650	46	
	N	19 540	113	173	350	43	
	A				200		
Mare H (1977) <u>A. punctator</u>	I	638 000	70	9 114	11 000	14	91
	II	541 000	55	9 836	9 500	11	
	III	552 000	74	7 459	8 500	39	
	IV	329 000	107	3 075	5 200	58	
	N	140 000	113	1 239	2 200	54	
	A				1 000		

ditions d'échantillonnage aient été identiques aux mares précédentes. La prédation vient entre autre du Chaoboridae Mochlonyx velutinus (DeGeer) (Tableau XII). Cependant, il n'est reconnu que comme prédateur occasionnel des larves de moustiques en raison de sa petite taille relative (James 1957). Ces mares abritent aussi des larves et des adultes de Dysticidae, prédateurs reconnus des larves de moustiques (James 1961, 1965, 1966a et b, 1967; Service 1977). Leur population en nombre restreint ne peut toutefois réduire de façon appréciable des populations d'A. communis. Enfin, on retrouve à l'occasion des larves d'Eucorethra underwoodi Underwood, elle aussi prédatrice des larves (Hocking et al. 1950; Maire et al. 1978 et Monchadskiy 1964). Cyclops vernalis Fischer (Cyclopodidae) et d'Azellus sp (Azellidae) constituent des prédateurs occasionnels et ne doivent pas jouer un rôle de régulations importantes.

Les difficultés d'estimation des effectifs de ces populations et la prédation réduite peuvent expliquer les faibles taux de mortalité mesurée.

Le printemps de 1977, caractérisé par sa faible pluviosité, a entraîné l'assèchement prématuré de plusieurs mares, comme ce fut le cas de la mare F (1977). En effet, le niveau de l'érablière rouge à frêne et à orme est moins humide que celui de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes. Sa nappe phréatique a baissé rapidement au milieu de mai. Plusieurs populations de moustiques n'ont pu compléter leur émergence. De telles conditions ont lieu périodiquement et réduisent de façon appréciable la productivité en Culicidae dans certains milieux comme le fait remarquer Wiberg-Larsen (1978).

TABLEAU XII: Liste des prédateurs de moustiques reconnus et potentiels rencontrés dans les mares des trois niveaux étudiés.

Copepoda Cyclopodidae	<u>Cyclops vernalis</u> Fisher	A	A	A	12
Isopoda Asellidae	<u>Asellus</u> sp	P	A	A	7
Diptera Chaoboridae	<u>Eucorethra underwoodi</u> Underwood *	-	P	-	4 11 13
	<u>Mochlonyx velutinus</u> (DeGeer) *	P	A	C	1 2 4 5
Coleoptera Dysticidae	(Larves et adultes) *	P	C	P	6 7 8 9 10 14 10 14
Megaloptera Corydalidae	<u>Corydalis</u> sp	-	-	P	
Tricoptera Phyganeidae	-----	P	-	P	3 14

Légende	A : abondant	Auteurs	1 : Chodorowski (1968)	8 : James (1966a)
	C : commun		2 : Curtis (1953)	9 : James (1966b)
	P : présent		3 : Downe and West (1954)	10 : James (1967)
	- : absent		4 : Hocking et al (1950)	11 : Maire et al (1978)
	* : prédation observée		5 : James (1957)	12 : Meads (1949)
	par l'auteur		6 : James (1961)	13 : Monchadskiy (1964)
			7 : James (1965)	14 : Service (1977)

5.3.2 Niveau de la cédrière tourbeuse

La mortalité totale dans les trois mares a varié entre 79 et 91%. Elle a été particulièrement forte pour les larves de quatrième stade et les nymphes. Ces mares abritent de nombreuses espèces de prédateurs en nombre restreint (Tableau XII). A leur seule présence, ils ne peuvent expliquer toute la mortalité. Mais le moment où les larves atteignent leurs deux derniers stades aquatiques correspond à une baisse notable du niveau d'eau. L'eau libre n'occupe plus que quelques centimètres de profondeur et repose sur un lit de feuilles et de mousses entremêlées. Les larves sont presque continuellement en contact avec ce substrat, augmentant ainsi les risques d'être sujet à la prédation ou à la maladie. Ces conditions expliqueraient les pertes observées.

En 1979, à la mise en eau des mares, nous avons recréé, en aquarium, le milieu naturel en prenant une attention toute particulière pour reconstituer le même type de substrat et de submersion que dans les conditions de terrain et en tâchant de préserver la même densité de populations et la même biocénose. Nous y avons noté une mortalité totale de 95%. Ces résultats, bien que qualitatifs, confirmeraient les observations effectuées sur le terrain.

5.3.3 Niveau de la cariçaie tourbeuse

La mortalité totale mesurée chez les deux populations étudiées a été de 92 et 98%. A la mare A (1977), les effectifs des larves de quatrième stade et celui des nymphes ont subi des pertes de 70 et 80%. La faible pluvio-

sité de 1977 a entraîné l'assèchement d'une partie de la mare. A l'abaissement de la nappe phréatique, la mare s'est subdivisée en centaines de marelles. Celles de la périphérie se sont asséchées, entraînant des pertes importantes. Dans les autres, la faible profondeur d'eau libre a atteint jusqu'à 30°C durant les fortes périodes d'ensoleillement. En laboratoire, ces températures affectent la survie des larves d'*A. abserratus* (Brust et Kalpage, 1967). A la mare B (1977), la mortalité totale a été de 92%. La prédation, comme pour la mare précédente, semble très faible (Tableau XII), et pourtant au troisième stade, par exemple, la mortalité a atteint 72%. A cette période correspond une réduction de 65% du volume d'eau. Ce phénomène a augmenté la densité larvaire et il est possible que les émissions de toxines par les larves aient joué un rôle de régulation.

Chez les populations d'*Aedes abserratus* et *A. punctor*, la mortalité larvaire s'est élevée en moyenne à 87 et 95% respectivement, mais elle ne s'est pas répartie régulièrement tout au long de la phase aquatique. Certains stades ont subi des pertes particulièrement élevées. La prédation n'explique qu'une partie des pertes observées. Quant à la maladie il semble qu'elle frappe surtout aux derniers stades (Lakhani et Service, 1974). Pourtant, il y a des pertes élevées chez les jeunes stades. Il semble que des facteurs de régulation jusqu'à maintenant peu considérés puissent jouer un rôle important, par exemple, la compétition pour la nourriture et l'espace ainsi que le thigmotactisme négatif.

Chez les populations d'*A. communis*, la mortalité n'a pu être estimée que dans deux mares sur cinq. Néanmoins, retenons que les conditions de faible pluviosité peuvent entraîner de lourdes pertes comme ce fut aussi le cas chez la population d'*A. abserratus* de la mare A (1977).

5.4 Production larvaire et productivité nette annuelle

Au printemps, alors que la végétation n'est pas encore très développée, les mares reçoivent la presque totalité de la radiation solaire disponible. On assiste alors à une prolifération intense des algues. Les populations de moustiques, situées au second niveau trophique les utilisent comme partie importante de leur diète avec la matière organique en décomposition au fond des mares (Laplante 1977). Une certaine partie de l'énergie qu'elles consomment retourne directement à la mare; le reste s'accumule sous forme de biomasse.

Chez ces populations, la biomasse atteint un maximum au moment où les larves de quatrième stade parviennent à la nymphose (Figure 17). Le maximum apparaît cependant au moment où les larves sont au stade nymphal. Car l'âge ne pouvant être précisé à l'intérieur d'un même stade, il a été alors nécessaire d'utiliser les valeurs moyennes des poids de chacun des stades (Tableau XIII).

Le nombre de larves de quatrième stade produit par unité de surface représente une mesure de la production des mares, alors que le nombre d'adultes émergés par unité de surface représente à la fois une mesure de la production des mares et une mesure de la productivité nette annuelle des communautés culicidiennes des mares. Au tableau XIV, la productivité de chacune des mares y est exprimée en fonction de deux unités de surface, soit par mètre carré de mare et par hectare de niveau. La première exprime le nombre d'adultes émergés en fonction de la surface de mise en eau des mares. Cette surface, identique à chaque année, fournit une base de compa-

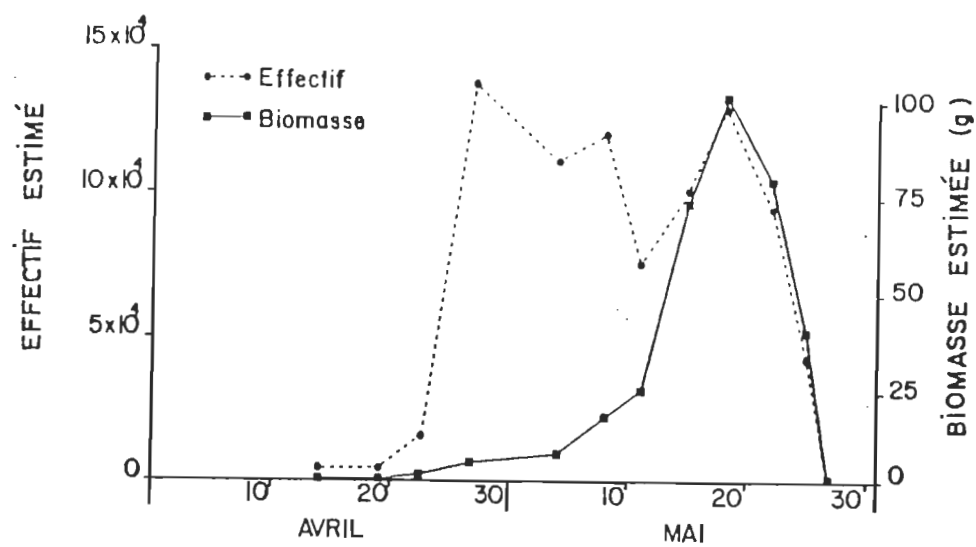


Figure 17 : Estimation de l'effectif et de la biomasse de la population d'Aedes communis de la mare C (1978).

TABLEAU XIII : Poids secs moyens en milligrammes des trois espèces étudiées.

Espèce	<u>A. communis</u>	<u>A. abserratus</u>
		<u>A. punctor</u>
Stade I	0,03	
Stade II	0,10	
Stade III	0,25	
Stade IV	0,75	0,85
Nymphe mâle	0,78	1,30
Nymphe femelle	0,90	1,45
Exuvie nymphale	0,06	0,06
Adulte mâle	(0,72)*	(1,24)
Adulte femelle	(0,84)	(1,39)

* Les parenthèses indiquent que ces valeurs sont des estimations.

TABLEAU XIV: Production de larves de quatrième stade et d'adultes émergés en nombre d'individus et en biomasse sèche exprimée par mètre carré de mare et par hectare de niveau.

Niveau	Carrière		Érable rouge à sapin et à sphaignes				ERFO*	Cadière tourbeuse		
Mare	A 1977	B 1977	C 1977	C 1978	E 1977	E 1978	F 1977	G 1977	G 1978	H 1977
Surface des mares en m ²	450	770	50	50	250	250	12	18	18	10
Nombre de larves de quatrième stade de l'espèce dominante produites par mare (x 1 000)	140	35	30	100	120	115	1,9	5,5	,65	5,2
Nombre d'adultes de l'espèce dominante produits par mare (x 1 000)	7	22	30	100	120	35	0	1,7	,20	1,0
Nombre total de larves de quatrième stade produites par mare (x 1 000)	187	50	33	111	133	127	2,5	6,9	,31	6,5
Nombre total d'adultes produits par mare (x 1 000)	9	29	33	111	133	94	-	2,1	,25	1,3
Nombre total de larves de quatrième stade produites par m ² de mare	416	65	670	2200	530	508	217	383	45	550
Nombre total d'adultes produits par m ² de mare	21	39	670	2200	530	380	-	117	14	125
Biomasse en poids sec des larves de quatrième stade en mg / m ² de mare	354	55	502	1650	398	381	163	325	38	553
Biomasse en poids sec des adultes en mg / m ² de mare	28	51	526	1727	416	298	-	154	18	164
Pourcentage de mise en eau de chacun des niveaux	100		35				20	80		
Nombre total de larves de quatrième stade produites par hectare de niveau (x 10 000)	416	65	235	770	186	179	43	306	36	520
Nombre total d'adultes produits par hectare de niveau (x 10 000)	21	39	235	770	186	133	-	94	11	100
Biomasse en poids sec des larves de quatrième stade par hectare de niveau (kg / ha)	3,54	,55	1,76	5,78	1,39	1,33	,33	2,61	,30	4,42
Biomasse en poids sec des adultes par hectare de niveau (kg / ha)	,28	,51	1,34	5,04	1,46	1,04	-	1,23	,14	1,31

* Érable rouge à frêne et à orme

raison. La productivité ainsi exprimée représente la productivité théorique maximale d'un milieu. Cependant chaque milieu possède un certain taux de recouvrement en eau qui lui est propre. La productivité réelle d'un niveau est celle qui en tient compte.

Les mares du niveau de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes sont en moyenne nettement plus productives en larves de quatrième stade que celles des autres niveaux. Elles produisent en moyenne près de 1 000 larves / m² comparativement aux niveaux de la cariçaie, de l'érablière rouge à frêne et à orme, et de la cédrière qui produisent respectivement 240, 310 et 360 l / m². Plusieurs chercheurs dont Nikolaeva (1978), Sokolova (1968) et Sazonova (1968) ont aussi noté que les mares à dominance d'Aedes communis avaient les densités les plus élevées. Dans la taiga de l'union des Républiques Socialistes Soviétiques, Nikolaeva (1978) et Sokolova (1968) ont retrouvé des densités de l'ordre de 1 000 à 4 000 larves / m². Dans les milieux forestiers du sud de l'URSS, Sazonova (1968) a relevé des densités de l'ordre de 19 000 à 24 000 larves / m² lors de la période optimale d'éclosion des Aedes printaniers.

En prenant en considération, le taux moyen de recouvrement en eau de chacun des niveaux, les différences de production s'amenuisent à l'exception de celle de l'érablière rouge à frêne et à orme. En effet, les niveaux de la cariçaie, de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes, de l'érablière à frêne et à orme et de la cédrière produisent en moyenne 2,4 , 3,4 , ,43 et 2,9 millions de larves par hectare. Ces données pourraient se comparer à celles de Vansulin (1977) qui a obtenu dans les milieux à moustiques de la région de Léninegrad entre 15 et 45 millions de nymphes à l'hectare, car il ne semble pas avoir tenu compte du taux de recouvrement en eau de

ces milieux. Ces données sont aussi comparables à celles qu'ont obtenu Horsfall et al (1975) dans les milieux alluviaux situés le long de la Rivière Sangamon, en Illinois. Ils ont retrouvé environ 60 millions d'oeufs à l'hectare. Le niveau de l'érablière rouge à frêne et à orme possède quant à lui une production semblable à celles que Tessier (1979) a observé dans les milieux riverains de l'Archipel des Cents Iles, Québec.

La production des mares en nombre d'adultes émergés par unité de surface donne une vision très différente de celle des larves de quatrième stade. A cause d'une mortalité élevée au cours de leurs deux derniers stades, la productivité nette des communautés des niveaux de la cariçaie, de l'érablière rouge à frêne et à orme et de la cédrière a été plus faible que celle de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes. La seule mare étudiée dans le niveau de l'érablière rouge à frêne et à orme s'est asséchée avant l'envolée des adultes alors que la productivité des mares de la cariçaie et de la cédrière a été en moyenne de ,030 et ,112 g / m² alors que celle de l'érablière rouge à sapin et à sphaines s'est élevée à ,742 g / m². Cette production est inférieure à la production provenant de l'émergence des insectes de petits cours d'eau du Québec (Harper, 1978), mais elle est comparable à la production de quelques familles représentées (Odonates, Trichoptères).

Par hectare de niveau, la cariçaie, la cédrière et l'érablière rouge à frêne et à orme produisent ,30 , ,68 et 3,31 millions d'adultes pour une biomasse de ,4 , ,9 et 2,6 kilogrammes. Toutefois des variations importantes peuvent être observées au sein d'un même niveau selon les mares et selon les années, bien que chaque type de milieu semble avoir une pro-

ductivité moyenne en Culicidae qui le caractérise.

Par exemple, à la mare C de l'érablière rouge à sapin et à sphaignes, on observe que la productivité en 1978 fût trois fois supérieure à celle de 1977, et à la mare de la cédrière, une productivité 10 fois plus élevée en 1977 comparativement à celle de 1978, alors que les conditions physico-chimiques générales de ces mares ont semblé être identiques au cours des deux années d'observation. Ces variations montrent la capacité de support de ces milieux présentant une aptitude à produire une quantité d'organismes pouvant varier de 1 à 10 sans être affectés dans leur dynamisme ou état d'équilibre. Le cycle annuel de ces espèces se déroule normalement de la même manière chaque année, mais avec de fortes différences d'intensité d'une année à l'autre, tel qu'observé par Lakhani Service (1974) et Vansulin (1977). Seule une étude complète, sur l'ensemble du cycle de ces organismes permettrait de saisir les causes exactes des fluctuations observées.

Un profil hypothétique du cycle annuel d'une espèce univoltine semblable à une de celle que nous avons étudiée peut être élaboré en terme d'effectif. Les données de base sont les suivantes: chez les populations larvaires, la survie reste de l'ordre de 10 %, parfois plus, parfois moins; chez les populations adultes, les informations sont incomplètes; la prédation est importante (Lakhani et Service 1974); les espèces boréales comme Aedes punctor pondent en moyenne 100 oeufs par cycle gonotrophique (Service 1968); ces espèces traversent jusqu'à quatre cycles durant l'été (Magnarelli

1977); il y a prédation sur les oeufs (James 1966b).

Ce profil présenté à la figure 20 est hypothétique, cependant il donne l'ordre de grandeur des effectifs de chacune des phases de ce type de populations. Car l'état des effectifs de chacune des étapes successives d'une population donnée reflète le résultat d'un ensemble de facteurs passés et présents, intrinsèques et extrinsèques en équilibre avec le reste de l'écosystème.

Ainsi les résultats obtenus doivent garder un caractère général, car reposant sur un nombre peu important d'observations où la variation est élevée.

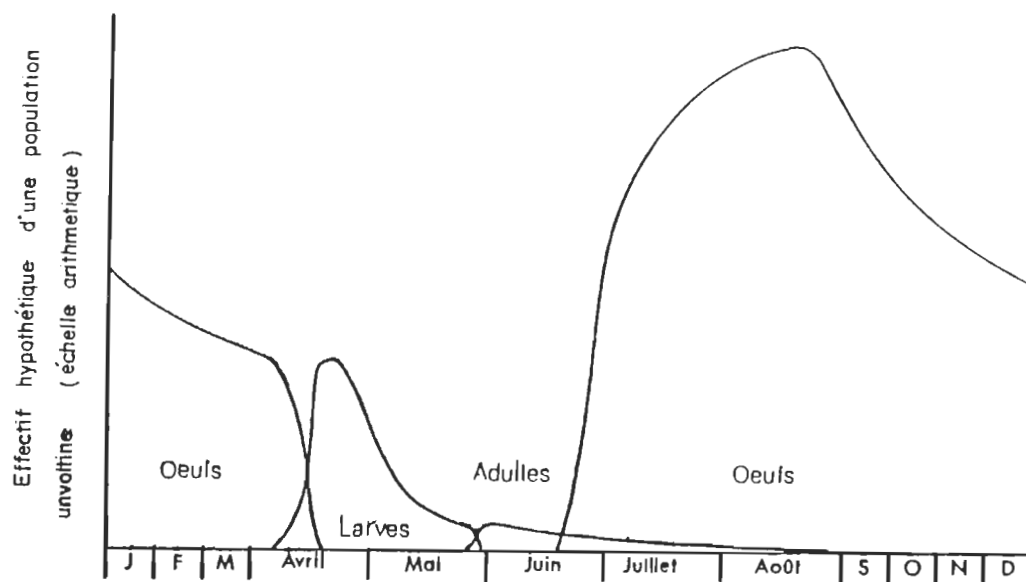


Figure 18 : Profil hypothétique de l'effectif d'une population univoltine.

CONCLUSION

Les organismes à métamorphose complète comme les moustiques occupent durant leur cycle vital deux écosystèmes très différents: le système aquatique durant leur écophase larvaire et le système terrestre durant leur vie adulte. Leurs relations avec ces deux systèmes sont fort complexes. Les échanges d'énergie ont lieu dans les deux sens.

Saisir l'ensemble de ces interrelations consiste à étudier chacun des niveaux des systèmes considérés. L'étude de la dynamique des populations larvaires de ces trois espèces nous a conduits à élaborer un modèle de leur croissance en milieu naturel et à l'estimation de leur taux de survie au cours de leur écophase aquatique. Ces trois espèces univoltines occupent les mares astatiques formées à la fonte des neiges. L'élévation de la température de l'eau joue un rôle prépondérant dans leur vitesse de croissance; d'autres facteurs, comme la disponibilité de la nourriture, peuvent être considérés comme négligeables. Le concept de l'exigence thermique peut être modélisé en utilisant une échelle de degrés-jours avec une base de 0°C . Le probit des pourcentages cumulés de chacun des stades en fonction de l'accumulation des degrés-jours dans les mares permet de calculer les constantes thermiques pour chaque étape de développement des trois espèces. Les constantes qualifient les espèces, mais aussi les conditions générales des mares. Ce double phénomène montre à la fois l'efficacité et les limites du modèle.

L'accumulation des degrés-jours dans les mares peut être estimée à partir des données de l'air en provenance d'une station météorologique. Il devient ainsi possible de suivre le développement des larves par la simple analyse des données météorologiques. Notre étude n'a été cependant menée que sur une période de deux ans. Une étude à long terme et réalisée sous différentes latitudes permettrait d'en préciser la justesse.

Les constantes mesurées fournissent l'outil nécessaire pour analyser la survie des larves au cours de tout leur cycle. Chez les populations d'Aedes communis, la mortalité totale a semblé être peu élevée bien que nous n'ayons pu l'estimer avec précision. Chez celles d'Aedes aberratus et Aedes punctor, elle a atteint en moyenne des taux de 85 % et 95 %. La présence de prédateurs en nombre restreint laisse croire que ces derniers ne peuvent justifier la totalité des pertes observées. Quant à la maladie, elle frappe habituellement les derniers stades seulement et n'explique pas la mortalité des jeunes stades. La régulation des populations semble issue de mécanismes complexes où des facteurs comme l'émission de toxines et la compétition pour l'espace peuvent jouer des rôles importants, au même titre que les conditions climatiques défavorables.

Les différentes communautés de larves libèrent à l'émergence une biomasse importante qui devient disponible pour l'écosystème terrestre. Les niveaux de la cariçaie, de la cédrière tourbeuse et de l'érablière rouge enrichissent en moyenne le milieu aérien de 0,4 , 0,9 et 2,6 kg de matière sèche par hectare de niveau. Ces valeurs doivent cependant être considérées comme des ordres de grandeur, car on observe de fortes variations au sein des mêmes niveaux, tant d'une mare à une autre que d'une année à l'autre. Par exemple, Chez A. punctor, on observe une productivité dix fois

plus élevée en 1977 qu'en 1978 sans noter de causes apparentes. Seule une étude à long terme réalisée sur l'ensemble du cycle vital fournirait les données pour mieux saisir les liens étroits entre ce groupe d'organismes et le reste de l'écosystème. A une époque où la lutte anti-larvaire devient généralisée, il devient impératif de connaître les interrelations des communautés culicidiennes avec l'écosystème, car elles en forment un maillon non négligeable.

BIBLIOGRAPHIE

- ALINIAZEE, M.T. 1976. Thermal unit requirements for determining adult emergence of the western cherry fruit fly (Diptera:Tephritidae) in the Willamette Valley of Oregon. Environ. Ent. 5: 397-402.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION. 1976. Standard methods for the examination of water and wastewater. 14th ed., Washington D.C.: 1193 pp.
- BARFIELD, C.S., SHARPE, P.J.H., BOTTRELL, D.G. 1977. A temperature-driven developmental model for the parasite Bracon millitor (Hymenoptera: Braconidae). Can. Ent. 109: 1503-1512.
- BARR, A.R. 1963. Pupae of the genus Culiseta Felt. II. Descriptions and a key to the North American species (Diptera:Culicidae). Ann. ent. Soc. Am. 56: 324-330.
- BAR-ZEEV, M. 1958. The temperature on the growth rate and survival of the immature stages of Aedes aegypti (L.) Bull. ent. Res. 49: 157-163.
- BELERAHDEK, J. 1930. Temperature coefficients in biology. Biol. Rev. 5: 30-58.
- BERTHET, P. 1960. La mesure écologique de la température par détermination de la vitesse d'inversion du saccharose. Vegetatio. Acta Geobotan. 9: 197-207.
- BODENHEIMER, F.S. 1924. Ueber die Voraussage der Generationzahl von Insekten. II. Die Temperatur-Entwicklungskurve bei medizinisch wichtigen Insekten. Zbl. Bakt. 93: 474-480.
- BOUCHER, Pierre. 1664. Histoire véritable et naturelle des moeurs et productions du pays de la Nouvelle-France vulgairement dite le Canada. 7ème édition. Société historique de Boucherville. Boucherville, Québec, Canada, 1964. 415 pp.
- BRUMMER-KORVENKONTIO, M., KORHONEN, P., HÄMEEN-ANTTILA, R. 1971. Ecology and phenology of mosquitoes (Diptera:Culicidae) inhabiting small pools in Finland. Acta. Ent. Fennica 28: 51-73.

- BRUST, R.A., KALPAGE, K.S. 1967. A rearing method for Aedes abserratus (F. and Y.). Mosq. News 27: 117.
- CHODOROWSKI, A. 1968. Predator-prey relation between Mochlonyx culiciformis and Aedes communis. Pol. Arch. Hydrobiol. 15: 279-288.
- CHUBACHI, R. 1976. The efficiency of the dipper in sampling of mosquito larvae and pupae under different conditions. Sci. Rep. Tōhoku Univ. Ser. IV (Biol.) 37: 145-149.
- CLEMENTS, A.N. 1963. The physiology of mosquitoes. The MacMillan Company. New-York : 393 pp.
- CORBET, P.S. 1964. Autogeny and oviposition in arctic mosquitoes. Nature (Lond.) 203(4945): 668.
- CROSET, H., PAPIEROK, B., RIOUX, J.A., GABINAUD, A., CAUSSERAND, J., ARNAUD, D. 1976. Absolute estimates of larval populations of Culicid mosquitoes: comparaisn of capture-recapture, removal and dipping methods. Ecol. Ent. 1: 251-256.
- CURTIS, C. 1953. Observations on mosquitoes at White Horse, Yukon Territory (Culicidae:Diptera). Can. Ent. 85: 353-270.
- DARSIE, R.F., Jr. 1951. Pupae of the Culicine mosquitoes of the Northeastern United States (Diptera, Culicidae, Culicini). Cornell Univ. Agric. Expt. Sta. Mem.#304: 67 pp.
- DARSIE, R.F., Jr. 1957. Notes on American mosquito pupae.II. The Aedes (Ochlerotatus) punctor subgroup with key to Known Nearctic Aedes pupae (Diptera, Culicidae). Ann. ent. Soc. Am. 50: 611-620.
- DAUM, R.J. 1970. Revision of two computer programs for probit analysis. Bull. ent. Soc. Am. 16: 10-15.
- DEMPSTER, J.P. 1956. The estimation of the number of individuals entering each stage during the development of one generation of an insect population. J. anim. Ecol. 25: 1-5.
- DETINOVA, T.S. 1968. Age structure of insect populations of medical importance. Annu. Rev. Ent. 13: 427-450.
- DIX, V. 1973. Physiologisches Alter von Aedes-Muechen. Angew. Parasitol. 14: 76-82.
- DIXON, R.O., BRUST, R.A. 1972. Mosquitoes of Manitoba. III. Ecology of larvae in the Winnipeg area. Can. Ent. 104: 961-968.
- DODGE, H.R. 1963. Studies on mosquito larvae. I. The later instars of Eastern North American species. Can. Ent. 95: 796-813.

- DODGE, H.R. 1966. Studies on mosquito larvae. II. The first-stage larvae of North American Culicidae and of world Anophelinae. Can. Ent. 98: 337-393.
- DOWELL, R.V., FITZPATRICK, G.E. 1978. Effects of temperature on the growth and survivorship of the citrus blackfly (Homoptera:Aleyrodidae). Can. Ent. 110: 1347-1350.
- DOWNE, A.E.R., WEST, A.S. 1954. Progress in the use of the precipitin test in entomological studies. Can. Ent. 86: 181-184.
- DOWNING, J.D. 1977. A comparison of the distribution of Aedes canadensis larvae within woodland pools using the cylindrical sampler and the standard pint dipper. Mosq. News 37: 362-366.
- EDINGER, J.F., DUTTWEILER, D.W., GEYER, J.C. 1968. The response of water temperature to meteorological conditions. Water Resources Research 4: 1137-1143.
- EKLUND, L.R., SIMPSON, R.G. 1977. Correlation of activities of the alfalfa weevil and Bathyplestes curculionis within alfalfa height and degree-day accumulation in Colorado. Environ. Ent. 6: 69-71.
- ELLIS, R.A., BRUST, R.A. 1973. Sibling species delimitation in the Aedes communis (DeGeer) aggregate (Diptera:Culicidae). Can. J. Zool. 51: 915-959.
- ENFIELD, M.A., PRITCHARD, G. 1977. Estimates of population size and survival of immature stages of four species of Aedes (Diptera:Culicidae) in a temporary pond. Can. Ent. 109: 1425-1434.
- HARPER, P.P. 1978. Variations in the production of emerging insects from Quebec stream. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 1317-1323.
- HARRISON, B.A., RATTANARITHIKUL, R. 1973. Comparative morphology of the early larval instars of Aedes aegypti and A. seatoi in Thailand. Mosq. Syst. 5: 280-293.
- HAPPOLD, D.C.D. 1965. Mosquito ecology in Central Alberta. I. The environment, the species, and studies of the larvae. Can. J. Zool. 43: 795-
- HAUFE, W.O., BURGESS, L. 1956. Development of Aedes (Diptera:Culicidae) at Fort Churchill, Manitoba, and prediction of dates of emergence. Ecology 37: 500-519.
- HOCKING, B., RICHARDS, W.R., TWINN, C.R. 1950. Observations on the bionomics of some Northern mosquito species (Diptera:Culicidae). Can. J. Res., D, 28: 58-78.
- HOLMES, R.M., ROBERTSON, G.W. 1966. Degrés-jours et croissance des cultures. Ministère Agriculture Canada, Publication 1042: 37 pp.

- HORSFALL, W.R., NOVAK, R.J., JOHNSON, F.L. 1975. Aedes vexans as a flood-plain mosquito. Environ. Ent. 4: 675-681.
- HUFFAKER, C.B. 1944. The temperature relations of the immature stages of the malarial mosquito, Anopheles quadrimaculatus Say, with a comparison of the developmental power of constant and variable temperatures in insect metabolism. Ann. ent. Soc. Am. 37: 1-27.
- IVERSEN, T.M. 1971. The ecology of a mosquito population (Aedes communis) in a temporary pool in a Danish beech wood. Arch. Hydrobiol. 69: 309-332.
- IVES, W.G. 1973. Heat units and outbreaks of the forest tent caterpillar Malacosoma disstria (Lepidoptera:Lasiocampidae). Can. Ent. 105: 529-543.
- JAMES, H.G. 1957. Mochlonyx velutinus (Ruthe) (Diptera:Culicidae) an occasional predator of mosquito larvae. Can. Ent. 89: 470-480.
- JAMES, H.G. 1961. Some predators of Aedes stimulans (Walk.) and Aedes trichurus (Dyar) (Diptera:Culicidae) in woodland pools. Can. J. Zool. 39: 533-540.
- JAMES, H.G. 1965. Predators of Aedes atropalpus (Coq.) (Diptera:Culicidae) and of other mosquitoes breeding in rock pools in Ontario. Can. J. Zool. 43: 155-159.
- JAMES, H.G. 1966a. Insect predators of univoltine mosquitoes in woodland pools of the precambrian shield in Ontario. Can. Ent. 98: 550-555.
- JAMES, H.G. 1966b. Location of univoltine Aedes eggs in woodland pool areas and experimental exposure to predators. Mosq. News 26: 59-63.
- JAMES, H.G. 1967. Seasonal activity of mosquito predators in woodland pools in Ontario. Mosq. News 27: 453-457.
- JANISCH, E. 1925. Über die Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmässige Analyse. Pflüg. Arch. Ges. Physiol. 209: 414-436.
- JANISCH, E. 1928. Die Lebens-und Entwicklungsdauer der Insekten als temperaturfunktion. Z. wiss. Zool. 132: 176-186.
- JANISCH, E. 1932. The influence of temperature on the life history of insects. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 80: 137-168.
- JONES, R.J.A. 1972. The measurement of mean temperatures by the sucrose inversion method. Soils Fert. 35: 615-619.
- KARDATZKE, J.T. 1977. Hatching of Northern Aedes (Diptera: Culicidae) at low temperatures. Ann. ent. Soc. Am. 70: 663-664.
- KARDATZKE, J.T. 1979. Juvenile development of snow-melt Aedes. Mosq. News 39: 527-531.
- KNIGHT, K.L., STONE, A. 1977. A catalog of the mosquitoes of the world (Diptera: Culicidae), 2nd edition, Thomas Say Found. Ent. Soc. Am. Vol. VI: 1-611.

- NAYAR, J.K., SAUERMAN, D.M. Jr. 1970b. A comparative study of growth and development in Florida mosquitoes. Part 2. Effects of larval nurture on adult characteristics at emergence. J. med. Ent. 7: 235-241.
- NAYAR, J.K., SAUERMAN, D.M. Jr. 1970c. A comparative study of growth and development in Florida mosquitoes. Part 3. Effects of temporary crowding on larval aggregation formation, pupal ecdysis and adult characteristics at emergence. J. med. Ent. 7: 521-528.
- NEKRASOVA, L.S. 1976. Growth and development of larvae of the mosquito Aedes caspui dorsalis Mg. under conditions of various density. Soviet. J. Ecol. 7: 167-169.
- NIELSEN, E.T., EVANS, D.G. 1960. Duration of the pupal stage of Aedes taeniorhynchus with a discussion of the velocity of development as a function of temperature. Oikos. 11: 200-222.
- NIKOLAEVA, N.V. 1975. Autogenetic development of ovaries in mosquitoes of the genus Aedes (Diptera, Culicidae) on the South Yamal. (en russe, résumé anglais). Zool. Zh. 54: 1643-1647.
- NIKOLAEVA, N.V. 1978. Numbers of blood-sucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) in the forest and tundra biocoenoses of south Yamal. (en russe, résumé anglais). Zool. Zh. 57: 1017-1023.
- QUELLET, C.E., LAPORTE, G. 1975. (1966). Les degrés-jours de croissance au Québec. Agriculture Canada. Publication no.1244: 20 pp.
- PAUTOU, G., AIN, G., GILOT, B., COUSSERANS, S., GABINAUD, A., SIMONNEAU, P. 1973. Cartographie écologique appliquée à la démoustication. Doc. Cartogr. Ecol. 11: 1-12.
- PRADHAN, H.S. 1945. Insect population studies. II. Rate of insect development under variable temperature of the field. Proc. Nat. Inst. Sci. India. 11: 74-80.
- PRADHAN, H.S. 1946. Insect population studies. IV. Dynamics of temperature effect on insect development. Proc. Nat. Inst. Sci. India. 12: 385-404.
- PRICE, P.W. 1975. Insect ecology. John Wiley & Sons (ed.). New York: 514 pp.
- PRICE, R.D. 1960. Identification of first-instar Aedine mosquito larvae of Minnesota (Diptera: Culicidae). Can. Ent. 92: 544-560.
- RÉAUMUR, R.A.F. 1735. Observations du thermomètre faites à Paris pendant l'année 1735, comparées avec celles qui ont été faites sous la ligne, à l'Isle de France, à Alger, et en quelques unes de nos Isles de l'Amérique. Mémoires de l'Académie Royale des Sciences. Paris. : 545-576.

- RÉAUMUR, R.A.F. 1736. Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Tome II, suite de l'histoire des chenilles et des papillons et l'histoire des insectes ennemis des chenilles. Académie des Sciences de l'Imprimerie Royale. Paris. : 514 pp. + 38 planches gravées.
- RIOUX, J.A. 1958. Les Culicidés du "Midi" méditerranéen. Paris. Lechevalier (éd.): 304 pp.
- SAZONOVA, O.N. 1968 Fauna and ecology of mosquitoes in the outhern part of Moscou district. Moskov. Obshch. Ispytatelei Prirody Bull. Biol. 73: 63-80 (en russe, résumé anglais).
- SERVICE, M.W. 1968. Observations on feeding and oviposition in some british mosquitoes. Ent. Exp. Appl. 11: 277-285.
- SERVICE, M.W. 1977. Ecological and biological studies on Aedes cantans (Meig.) (Diptera:Culicidae) in southern England. J. Appl. Ecol. 14: 159-196.
- SINÈGRE, G. 1974. Contribution à l'étude physiologique d'Aedes (Ochlerotatus) caspius (Pallas, 1771) (Nematocera-Culicidae): éclosion-dominance-développement-fertilité. Académie des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier (France). Thèse d'état # A.O.10.154: 285 pp.
- SLATER, J.D., PRITCHARD, G. 1979. A stepwise computer for estimating development time and survival of Aedes vexans (Diptera:Culicidae) larvae and pupae in field populations in southern Alberta. Can. Ent. 111: 1241-1254.
- SLJONOVA, M.F. 1952. Die Entwicklungsgeschwindigkeit von Aedes-Larven bei verschiedenen Temperaturen und Zeitpunkt ihres Auftretens in der Natur. (en russe). Med. Parazitol. i parazitarn. bol. 21: 40-49.
- SMITH, M.E. 1969. The Aedes mosquitoes of New England (Diptera:Culicidae). II. Larvae: Keys to instars, and to species exclusive of first instar. Can. Ent. 101: 41-51.
- SOKOLOVA, E.I. 1968. Main places of hatching of blood sucking mosquitoes (Culicidae) in conditions of the northern taïga. Zool. Zh. 47: 640-643 (en russe, résumé anglais).
- SOUTHWOOD, T.R.E., MURDIE, G., YASUNO, M., TONN, R.J., READER, P.M. 1972. Studies on the life budget of Aedes aegypti in Wat Samphaya, Bangkok, Thailand. Bull. Wld. Hlth. Org. 46: 211-226.
- TESSIER, C. 1979. Analyse écologique de la végétation et des populations larvaires de moustiques (Diptera:Culicidae) dans les zones riveraines de l'Archipel des Cent-Iles (Québec). Thèse doctorat. Université Scientifique et Médicale de Grenoble, France: 102 pp.
- TRPIS, M., HORSFALL, W.R. 1969. Development of Aedes sticticus (Meigen) in relation of temperature, diet, density and depth. Ann. Zool. Fennici 6: 156-160.
- VANSULIN, S.A. 1977. On the technique of determination of Aedes (Culicidae) population numbers.(en russe, résumé anglais). Parasitologiya (Leningr.) 11: 213-216.

- WESENBERG-LUNG, C. 1920-1921. Contributions to the biology of the Danish Culicidae. Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark, Copenhagen, Section des Sciences, 8ème série. Tome VII. No.1: 210 pp.
- WIBERG-LARSEN, P. 1978. Species composition, succession of instars and mortality among the immature stages of Aedes spp. inhabiting some Danish forest pools. Arch. Hydrobiol. 84: 180-198.
- WILLIAMS, G.D.V., MACKAY, K.H. 1970. Tables of daily degree-days above or below any base temperature. Canad. Dept. Agr. Publ. #1409: 38 pp.
- WILLS, W., FISH, D.D. 1973. Succession of mosquito species in a woodland snow-pool in Pennsylvania. Proc. 60th Ann. Mtg. New Jersey Mosq. Exterm. Assoc. : 129-134.
- WOOD, D.M., DANG, P.T., ELLIS, R.A. 1979. The insects and arachnids of Canada Part 6. The mosquitoes of Canada (Diptera:Culicidae). Canad. Dept. Agri. Publ. #1686: 390 pp.
- ZAR, J.H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall of Canada, Toronto: 620 pp.

Annexe I: Données de base

Mare A (1977)													
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 1 000					Population totale	Pourcentage de chacun des stades					
		Stades						I	II	III	IV	N	
		I	II	III	IV	N							
15-4-77	2	18					18	100					
19-4-77	36	40					40	100					
21-4-77	53	187	98				285	66	34				
26-4-77	100	72	317	135			524	14	60	26			
29-4-77	134	20	57	104			181	11	31	58			
03-5-77	185		11	46	17		73		14	63	23		
06-4-77	226		1	24	52		77		2	31	67		
12-5-77	312			3	51	5	59				6	86	8
16-5-77	370			1	22	7	30				3	73	24
19-5-77	415				3	5	8					37	63
23-5-77	490					.1	.1						100

Mare B (1977)													
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 1 000					Population totale	Pourcentage de chacun des stades					
		Stades						I	II	III	IV	N	
		I	II	III	IV	N							
15-4-77	2	qq. *					qq.						
19-4-77	36	79					79	100					
21-4-77	50	355	11				366	97	3				
26-4-77	95	104	202	6			211	33	65	2			
29-4-77	124	8	55	27			90	9	61	30			
03-5-77	170		25	27	1		53		46	52	2		
06-5-77	207		6	25	25		56		10	45	45		
12-5-77	284			1	25	1	27				4	92	4
16-5-77	330				21	23	44					48	52
19-5-77	371				4	29	33					10	90
23-5-77	435					qq.	qq.						100

* Quelques individus seulement

Annexe I (suite)

Mare C(1977)												
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 1 000					Population totale	Pourcentage de chacun des stades				
		Stades						I	II	III	IV	N
		I	II	III	IV	N						
15-4-77	0 [@]	49					49					
18-4-77	10	6					6					
22-4-77	25	19	11	.4			30					
26-4-77	55	2	14	4			20					
29-4-77	80	1	4	42			47					
03-5-77	110		2	49	14		65					
06-5-77	130			3	36		39					
10-5-77	180				83		83					
17-5-77	275				4	18	22					
20-5-77	320					18	18					
24-5-77	390					.5	.5					
Mare C (1978)												
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 1 000					Population totale	Pourcentage de chacun des stades				
		Stades						I	II	III	IV	N
		I	II	III	IV	N						
17-4-78	0	qq.					qq.					
19-4-78	0	qq.					qq.	100				
23-4-78	8	15					15	100				
27-4-78	40	109	27				136	80	20			
04-5-78	70	53	55	1			109	49	50	1		
08-5-78	107	5	70	36			110	4	63	33		
11-5-78	154	1	10	52	13		76	1	13	69	17	
15-5-78	215			9	147	2	158			6	92	1
18-5-78	260			qq.	69	59	128				54	46
22-5-78	319				2	91	93				3	97
25-5-78	370					35	35					100

[@] Degrés-jours estimés: Les tubes de saccharose servant à la mesure de la température moyenne ayant été brisés en une occasion.

Annexe I (suite)

Mare D (1977)													
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 1 000					Population totale	Pourcentage de chacun des stades					
		Stades						I	II	III	IV	N	
		I	II	III	IV	N							
15-4-77	0							100					
18-4-77	8							100					
22-4-77	20							97	3				
26-4-77	46							53	47				
29-4-77	67							5	72	23			
03-4-77	96								10	86	4		
06-4-77	126									41	59		
10-5-77	175										1	95	4
13-5-77	216											92	8
17-5-77	270											23	77
20-5-77	312											4	96
24-5-77	375												100

Mare E (1977)													
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 1 000					Population totale	Pourcentage de chacun des stades					
		Stades						I	II	III	IV	N	
		I	II	III	IV	N							
31-3-77	0	qq.					qq.	100					
15-4-77	0	qq.					qq.	100					
20-4-77	14	87					87	100					
25-4-77	39	73	4				77	95	5				
28-4-77	58	82	28				110	74	26				
02-5-77	90	25	112	17			154	16	73	11			
05-5-77	115	--	--	--	--		---	.5	41	58	.5		
10-5-77	180			54	53		117			46	54		
13-5-77	222				--		----					100	
17-5-77	275				87	10	97					89	11
20-5-77	315				14	181	195					7	93
24-5-77	390					15	15						100

Annexe I (suite)

Mare E (1978)												
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 1 000					Population totale	Pourcentage de chacun des stades				
		Stades						I	II	III	IV	N
		I	II	III	IV	N						
14-4-78	0	qq.					qq.	100				
17-4-78	0	qq.					qq.	100				
23-4-78	0	80					80	100				
27-4-78	18	125					125	100				
04-5-78	50	228	14				242	94	6			
08-5-78	98	16	269				285	5	95			
11-5-78	134	3	21	100			124	2	18	80		
15-5-78	200			8	97		105			8	92	
18-5-78	251				100	1	101				99	1
22-5-78	316				8	102	110				7	93
25-5-78	365					79	79					100
Mare F (1977)												
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 100					Population totale	Pourcentage de chacun des stades				
		Stades						I	II	III	IV	N
		I	II	III	IV	N						
20-4-77	10 ⁰	qq.					qq.					
25-4-77	40	11	67				78					
28-4-77	80	3	23	3			29					
02-5-77	120		2	30			32					
05-5-77	140		1	27	16		44					
10-5-77	210			1	54		55					
13-5-77	250	assèchement de la mare					0					

@ Degrés-jours estimés: les tubes de saccharose servant à la mesure de la température moyenne ayant été brisés en une occasion.

Annexe I (suite)

Mare G (1977)												
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 100					Population totale	Pourcentage de chacun des stades				
		Stades						I	II	III	IV	N
		I	II	III	IV	N						
13-4-77	0	qq.					qq.	100				
18-4-77	18	qq.					qq.	100				
22-4-77	34	68					68	100				
26-4-77	60	82	10				92	87	13			
29-4-77	80	68	68	3			139	49	49	2		
03-4-77	108	qq.	59	18			77		77	33		
06-5-77	135		18	73	1		92		20	79	1	
10-5-77	165		1	60	9		70		1	86	13	
13-5-77	187			34	66		100			34	66	
17-5-77	230			1	32		33			3	97	
20-5-77	262				11	14	25				43	57
24-5-77						32	32					100
27-5-77						2	2					2

Mare G (1978)												
Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 100					Population totale	Pourcentage de chacun des stades				
		Stades						I	II	III	IV	N
		I	II	III	IV	N						
23-4-78	0	250					250	100				
27-4-78	27	250					250	100				
04-5-78	76	2940	180				3120	99	6			
08-5-78	124	60	480				540	11	89			
11-5-78	160	30	390	300			720	4	54	42		
15-5-78	220			975	880		1855			55	45	
18-5-78	266			80	1100		1180			7	93	
22-5-78	330				500	280	780				64	36
25-5-78	380					200	200					100
29-5-78	461					qq.	qq.					100

Annexe I (suite)

Date	Degrés-jours	Effectif estimé X 100					Population totale	Pourcentage de chacun des stades				
		Stades						I	II	III	IV	N
		I	II	III	IV	N						
22-4-77	30 ^a	149	1				150	100				
26-4-77	46	62	2				64	96	4			
29-4-77	73	16	8				24	67	36			
03-5-77	88		94	2			96		97	3		
06- -77	122		--	--			--		73	27		
10-5-77	148		2	74			76		3	97		
13-5-77	196			24	4		28			87	13	
17-5-77	231			2	28		30			4	96	
20-5-77	293				25	2	27				88	12
24-5-77	339				6	22	28				21	79
27-5-77	398					qq.	qq.					100